



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Dirección General de Estudios de Posgrado

Facultad de Ciencias Biológicas

Unidad de Posgrado

Impacto del evento El Niño (ENSO) 1997-1998 en las praderas de *Lessonia trabeculata* en Punta Coles, Ilo

TESIS

Para optar el Grado Académico de Magíster en Recursos Acuáticos con mención en Ecología Acuática

AUTOR

Miguel Ángel LLEELLISH JUSCAMAYTA

ASESOR

Mg. César Augusto CÓRDOVA CASTAÑEDA

Lima, Perú

2020



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Llellish, M. (2020). *Impacto del evento El Niño (ENSO) 1997-1998 en las praderas de Lessonia trabeculata en Punta Coles, Ilo*. Tesis para optar el grado de Magíster en Recursos Acuáticos con mención en Ecología Acuática. Unidad de Posgrado, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú.

Hoja de metadatos complementarios

Código ORCID del autor	0000-0002-7862-6615
DNI o pasaporte del autor	06232076
Código ORCID del asesor	0000-0002-9613-7866
DNI o pasaporte del asesor	—
Grupo de investigación	—
Agencia financiadora	IMARPE
Ubicación geográfica donde se desarrolló la investigación	<p>Punta Coles, Ilo-Moquegua Coordenadas geográficas (PSAD 56)</p> <p>17° 38' 21.1"; 71° 20' 38.7" 17° 41' 51.25"; 71° 22' 55.5"</p>
Año o rango de años en que se realizó la investigación	1998-2000
Disciplinas OCDE	<p>Ciencias de la tierra, ciencias ambientales-Biología</p> <p>http://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.05.08</p>



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

Universidad del Perú. Decana de América



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

VICEDECANATO DE INVESTIGACION Y POSGRADO

UNIDAD DE POSGRADO

Exped. N° 189v-UPG-FCB-2019

**ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS PARA OPTAR AL GRADO ACADÉMICO DE
MAGÍSTER EN RECURSOS ACUÁTICOS (SUSTENTACIÓN VIRTUAL)**

Siendo las 10:05... horas del día 09 de noviembre de 2020, en Evento Virtual mediante la herramienta MEET de Google, con enlace meet.google.com/vmf-jlfn-ezv, el Jurado de Tesis conformado por:

Mg. Iris Margot Samanez Valer	(Presidente)
Mg. Maribel Baylon Coritoma	(Miembro)
Mg. Silvia Ysabel Aguilar Luna	(Miembro)
Mg. César Augusto Córdova Castañeda	(Asesor)

Se reunió para la sustentación oral y pública de la Tesis para optar al Grado Académico de Magíster en Recursos Acuático con mención en Ecología Acuática, que solicitara el Bachiller Don **MIGUEL ANGEL LLEELLISH JUSCAMAYTA**.

Después de darse lectura al **Expediente N° 189v-UPG-FCB-19**, en el que consta haberse cumplido con todas las disposiciones reglamentarias, los señores miembros del Jurado presenciaron la exposición de la Tesis Titulada:

“IMPACTO DEL EVENTO EL NIÑO (ENSO) 1997-1998 EN LAS PRADERAS DE *Lessonia trabeculata* EN PUNTA COLES, ILO”, y formuladas las preguntas, éstas fueron absueltas por el graduando.



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

Universidad del Perú. Decana de América

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

VICEDECANATO DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO



UNIDAD DE POSGRADO

Acto seguido el Jurado procedió a la votación la que dio como resultado el calificativo de: Muy bueno con la nota de dieciocho (18)

A continuación, la Presidente del Jurado de Tesis recomienda que la Facultad proponga que la Universidad le otorgue el grado académico de Magíster en Recursos Acuático con mención en Ecología Acuática, al Bachiller **MIGUEL ANGEL LLEELLISH JUSCAMAYTA.**

Siendo las 12:05 se levantó la Sesión, recibiendo el graduando las felicitaciones de los señores miembros del Jurado y público asistente.

Se extiende la presente Acta en Lima, el día lunes 09 del mes de noviembre del año 2020.

Mg. Iris M. Samanez Valer

Profesora Principal a D.E.
PRESIDENTE

isamanezv@unmsm.edu.pe

RENACYT P0003776

Mg. César A. Córdova Castañeda

Profesor Principal T.C.
ASESOR

ccordovac@unmsm.edu.pe

Mg. Maribel Baylon Coritoma

Profesora Asociado a T.C

MIEMBRO

mbaylonc@unmsm.edu.pe

RENACYT P0020606

Mg. Silvia Y. Aguilar Luna

Profesora Auxiliar a T.C.

MIEMBRO

saguilarl@unmsm.edu.pe

DEDICATORIA

A la memoria de Juan Tarazona y Noemí Ochoa, docentes ilustres que reflejan, los ideales de excelencia científica de San Marcos.

AGRADECIMIENTO

A mis padres...

A Gabriel.

RESUMEN

Lessonia trabeculata es una de las macroalgas pardas más importantes de la costa central y sur del Perú. Se distribuye principalmente entre los 3 y 15 metros de profundidad, formando bosques submareales que albergan un importante número de especies.

En el presente estudio, se analiza el grado de disturbio producido sobre las praderas submareales de *L. trabeculata* y las causas subyacentes detrás de su recuperación luego de la incursión de aguas cálidas, como consecuencia del fenómeno de El Niño 1997-1998, en Punta Coles, Ilo, (17° 42' S), a través del marcaje y seguimiento, de un grupo de esporofitos juveniles asentados inmediatamente después del evento, así como también de plantas adultas que lograron sobrevivir al mismo. El Niño 1997-1998 afectó drásticamente las praderas de “aracanto” en Ilo, produciendo una mortalidad casi completa de la comunidad.

A pesar de la importancia ecológica de *L. trabeculata*, existe muy poca información sobre su dinámica y estructura poblacional, sus tasas de crecimiento y las respuestas de esta especie ante los cambios ambientales durante El Niño y mas aun ante uno de magnitud extraordinaria como fue el de 1997-1998.

Se discute, asimismo, los procesos ecológicos involucrados en la mortalidad y recuperación de los bosques de macroalgas pardas, y se dan pautas para un aprovechamiento sostenible del recurso.

Palabras clave: *Lessonia trabeculata*, *Macrocystis pyrifera*, El Niño 97-98, crecimiento, praderas de algas pardas.

ÍNDICE GENERAL

I.	INTRODUCCIÓN.....	1
1.1.	Las praderas de <i>Lessonia trabeculata</i> en Ilo.....	2
II.	HIPÓTESIS.....	9
2.1.	HIPÓTESIS NULA.....	9
2.2.	HIPÓTESIS ALTERNATIVA.....	9
III.	OBJETIVOS.....	9
3.1.	OBJETIVO GENERAL.....	9
3.2.	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	9
IV.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
4.1.	Área de estudio.....	10
4.2.	Aspectos morfométricos.....	13
4.3.	Estimación de la abundancia y biomasa en <i>L. trabeculata</i>	13
4.4.	Crecimiento: marcaje de nuevas reclutas cohorte otoño-invierno 1998.....	15
4.5.	Crecimiento de nuevas reclutas: el segundo pulso de reclutamiento cohorte de primavera 1998.....	15
4.6.	Competencia por espacio: cambios temporales en la densidad de juveniles bajo el dosel.....	15
4.7.	Caracterización de <i>Lessonia</i> por análisis de DNA.....	16
4.8.	Fertilidad y herbivoría.....	16
4.9.	Obtención de ácido alginico.....	16
4.10.	Procesamiento SIG.....	17
4.11.	Procesamiento estadístico y análisis de los datos.....	18
V.	RESULTADOS.....	18
5.1.	Escenario ambiental	18
5.1.1.	Temperatura del mar	18
5.2.	Datos morfométricos.....	21
5.3.	Relaciones biométricas con mejor capacidad predictiva para el incremento en longitud o biomasa de <i>Lessonia trabeculata</i>	29
5.4.	Cambios en la densidad de plantas juveniles de cohorte 1998.....	33
5.5.	Reclutamiento y crecimiento.....	34
5.6.	Análisis de los patrones de crecimiento vegetativo en las cohortes 1998. El seguimiento de plantas marcadas.....	35
5.7.	Crecimiento en las nuevas reclutas de 1998.....	38
5.8.	Fertilidad.....	42

5.9.	Pastoreo o herbivoría.....	43
5.10.	Abundancia poblacional, biomasa y concentración de <i>L. trabeculata</i>	45
VI.	DISCUSIÓN.....	51
6.1.	La “recuperación” de las praderas de <i>L. trabeculata</i> en Ilo.....	51
6.1.1.	Escenario ambiental.....	51
6.1.2.	Las sobrevivientes de El Niño: las plantas “adultas” de <i>L. trabeculata</i>	53
6.1.3.	Densidad en adultas y juveniles de <i>L. trabeculata</i>	54
6.1.4.	La futura pradera de kelp: las plantas del reclutamiento pos El Niño.....	56
6.1.5.	Competencia por espacio: cambios en la densidad de plantas jóvenes.....	55
6.1.6.	Reclutamiento.....	57
6.1.7.	Análisis de los patrones de crecimiento en las cohortes 1998.....	58
6.1.8.	La devastación de las praderas: los estimados de biomasa y densidad poblacional.....	59
6.1.9.	Fertilidad.....	61
6.2.	Caracterización de la actividad extractiva de <i>Lessonia</i> spp.....	62
6.3.	Consideraciones para la gestión de <i>Lessonia trabeculata</i>	63
VII.	CONCLUSIONES.....	66
VIII.	REFERENCIASBIBLIOGRÁFICAS.....	68

Índice de tablas

Tabla 1. Resumen de los parámetros y variables y periodos de estudio en plantas de *Lessonia trabeculata* de Punta Coles- Ilo.

Tabla 2. Especies indicadoras de aguas cálidas presentes al inicio de las evaluaciones de campo. Punta Coles, Ilo, setiembre de 1998.

Tabla 3. Análisis de varianza (Anova de una vía) de plantas adultas sobrevivientes a El Niño 97-98.

Tabla 4. Análisis de varianza (Anova de una vía) para evaluar los cambios en los principales parámetros morfométricos de plantas juveniles post El Niño 97-98.

Tabla 5. Análisis de varianza (Anova de una vía) para evaluar cambios en la densidad de plantas juveniles de *L. trabeculata*.

Tabla 6. Análisis de varianza de Kruskal-Wallis para evaluar diferencias significativas en herbivoría y fertilidad de plantas juveniles de *L. trabeculata*, reclutadas durante 1998.

Tabla 7. Valores de biomasa húmeda de *Lessonia trabeculata* en el área de estudio.

Tabla 8. Valores de densidad y biomasa estimados para *Lessonia* en diferentes localidades del Perú.

Tabla 9. Cuotas de extracción para *Lessonia* spp. en diferentes localidades del Perú.

Índice de figuras

Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio en el litoral de Ilo. Al sur, se observa el área natural protegida de Punta Coles.

Figura 2. Temperatura superficial del mar (años 1997 al 2000) confrontada con el promedio histórico en Ilo. Se indica (en sombreado) el periodo de estudio.

Figura 3. Índice multivariado de El Niño 97-98, obtenido a partir del análisis de las comunidades marinas someras en Pucusana.

Figura 4. Variación de la longitud máxima promedio en plantas adultas de *L. trabeculata*.

Figura 5. Variación en el peso húmedo promedio de plantas adultas de *L. trabeculata*, colectadas mediante muestreo destructivo.

Figura 6. Evolución del diámetro máximo de rizoide (DMR) en plantas adultas de *L. trabeculata*.

Figura 7. Variación temporal del número de dicotomías en el estipe principal. Plantas adultas de *L. trabeculata*, Punta Coles.

Figura 8. Variación temporal de la longitud total. Plantas juveniles de la cohorte 1998, Punta Coles, Ilo.

Figura 9. Evolución temporal de la biomasa expresada en peso húmedo. Esporofitos juveniles de *L. trabeculata*, reclutadas durante el otoño-invierno de 1998. Punta Coles, Ilo. 12-14 m de profundidad.

Figura 10. Variación temporal en la longitud de las láminas. Plantas juveniles de *L. trabeculata* reclutadas durante el otoño-invierno de 1998. Punta Coles, Ilo.

Figura 11. Variación temporal en el ancho de las láminas. Plantas juveniles de *L. trabeculata* reclutadas durante el otoño-invierno de 1998. Punta Coles, Ilo.

Figura 12. Evolución en el número de filoides (láminas) durante el periodo de estudio. Esporofitos juveniles de *L. trabeculata* reclutados durante el otoño-invierno de 1998. Punta Coles, Ilo.

Figura 13. Variación temporal en el diámetro máximo de rizoide (DMR). Esporofitos juveniles de *L. trabeculata* reclutados durante el otoño-invierno de 1998. Punta Coles, Ilo.

Figura 14. Evolución en el número de hapterios (estructuras de elongación del rizoide) durante el periodo de estudio. Esporofitos juveniles de *L. trabeculata* reclutados durante el otoño-invierno de 1998. Punta Coles, Ilo.

Figura 15. Curvas de potencia para predecir el peso húmedo (PT) a partir del diámetro máximo de rizoide (DMR) como variable independiente. Esporofitos adultos de *L. trabeculata* sobrevivientes a El Niño 97-98, Punta Coles, Ilo.

Figura 16. Curvas de potencia para predecir el peso húmedo (PT) a partir de la longitud total como variable independiente. Esporofitos adultos de *L. trabeculata* sobrevivientes a El Niño 97-98, Punta Coles, Ilo.

Figura 17. Curvas de potencia para predecir el peso húmedo a partir de la longitud del DMR como variable independiente. Juveniles de *L. trabeculata*, Punta Coles, Ilo.

Figura 18. Curva logarítmica para predecir el ancho de la lámina a partir de su longitud como variable independiente. Juveniles de *L. trabeculata*, Punta Coles, Ilo. 12-14 m de profundidad.

Figura 19. Cambios en la densidad de plantas juveniles asentadas a partir del invierno de 1998 en Punta Coles, Ilo.

Figura 20. Tasa de crecimiento diario en el diámetro máximo de rizoide (DMR) en *L. trabeculata*.

Figura 21. Tasa de crecimiento diario en longitud total en plantas juveniles (marcadas) de *L. trabeculata*, asentadas en el primer trimestre de 1998 (primer pulso de reclutamiento).

Figura 22. Cambios en la tasa de crecimiento diario en longitud total de esporofitos juveniles de *L. trabeculata*. Plantas (marcadas con etiquetas de acrílico) asentadas en el tercer trimestre de 1998.

Figura 23. Variación en la tasa de crecimiento diario en el diámetro máximo de rizoide (DMR) de plantas juveniles de *L. trabeculata* (pulso de reclutamiento de primavera)

asentadas en el tercer trimestre de 1998. Punta Coles, Ilo. 12-14 m de profundidad. Plantas marcadas con etiquetas deacrílico.

Figura 24. Evolución de la longitud total en los nuevos reclutas de la primavera de 1998 (segundo pulso de reclutamiento) *L. trabeculata*, tercer trimestre de 1998. Plantas marcadas con etiquetas deacrílico.

Figura 25. Evolución del DMR en los nuevos reclutas de la primavera de 1998 (segundo pico de reclutamiento) *L. trabeculata*, tercer trimestre de 1998. Plantas marcadas con etiquetas deacrílico.

Figura 26. Variación temporal en el número de láminas o filoides de nuevos reclutas de la primavera de 1998 (segundo pico de reclutamiento) *L. trabeculata*, tercer trimestre de 1998.

Figura 27. Registro in situ de parámetros morfométricos de *Lessonia trabeculata*.

Figura 28. Variación estacional de la fertilidad en plantas adultas de *L. trabeculata*. Punta Coles, Ilo, enero a octubre de 1999.

Figura 29. Variación estacional de la fertilidad (presencia de estructuras reproductivas) en plantas juveniles o nuevos reclutas de *L. trabeculata*, cohorte 1998. Punta Coles, Ilo, noviembre de 1998 a agosto del 2000.

Figura 30. Variación estacional del pastoreo o herbivoría en plantas adultas de *L. trabeculata*. Punta Coles, Ilo, enero a octubre de 1999.

Figura 31. Variación estacional del pastoreo o herbivoría en plantas juveniles o nuevos reclutas de *L. trabeculata*, cohorte 1998. Punta Coles, Ilo, noviembre de 1998 a agosto del 2000.

Figura 32. Ubicación de las estaciones de evaluación poblacional (densidad y biomasa) de *L. trabeculata* en Ilo.

Figura 33. Detalles de los estratos de profundidad para la evaluación de *L. trabeculata*, diciembre de 1999 a julio del 2000.

Figura 34. Distribución de algas adultas de *L. trabeculata* en el litoral de Ilo.

Figura 35. Distribución de algas juveniles (reclutamiento 1998) de *L. trabeculata* en el litoral de Ilo.

Figura 36. Principales factores y procesos que intervienen en la dinámica de ejemplares adultos de *Lessonia trabeculata*.

I. INTRODUCCIÓN

Los bosques de algas pardas “*kelp forest*” están formados por grandes macroalgas marinas, del orden de las laminariales, capaces de generar “canopia” en ambientes submareales costeros (Vadas *et al.*, 2004). Se encuentran relacionados principalmente con aguas frías ricas en nutrientes de zonas de afloramiento. En las aguas templadas del Pacífico sudeste, son relevantes *Lessonia trabeculata*, *Macrocystis pyrifera* y *Lessonia flavicans* (Fernández *et al.*, 1999; Vásquez, 2009).

Respecto del entorno de la corriente de Humboldt, *Lessonia spp.* conformaría el grupo de laminariales más conspicuo, pues ocupa los ambientes litorales y submareales someros (Edding *et al.*, 1994). Los “bosques de *kelp*” son reconocidos como sistemas de alta productividad, proveedores de hábitats para peces e invertebrados, y por constituir zonas especiales de crianza y alevinaje (Madariaga *et al.*, 2013; Glantz, 1996; Edding y Blanco, 2001).

En nuestro medio, existe muy poca información sobre los eventos de El Niño (EN) y su efecto sobre los “*kelp*”, el grado de perturbación que provoca en ellos, los cambios en su dinámica y su capacidad de recuperación. No obstante, trabajos puntuales han permitido establecer un panorama discreto del impacto a nivel de comunidades. En relación con las desapariciones masivas de algas pardas durante El Niño, Arntz y Fahrbach (1996) mencionan el colapso de los bosques submareales de *M. pyrifera* durante el evento producido en 1982-1983, con grandes cantidades de estas algas que quedaron varadas en las orillas.

Al hacer referencia a los factores que influyen en la gran mortandad de algas pardas durante los eventos EN, Arntz y Fahrbach (1996) mencionan el fuerte aumento de la temperatura, el mejor abastecimiento de oxígeno en los fondos, las variaciones locales de la salinidad, el incremento de la sedimentación en las zonas de desembocadura de los ríos, la elevada radiación solar, la mayor exposición y las marejadas más fuertes, así como los cambios de interrelaciones entre los organismos.

1.1. Las praderas de *Lessonia trabeculata* en Ilo

Biología y distribución de *L. trabeculata*

El género *Lessonia* constituye un componente subantártico de la flora marina, cuya distribución incluye las costas del Perú, Chile, Nueva Zelandia, Tasmania e islas subantárticas (Villouta y Santelices, 1986; Santelices y Meneses, 2000; Tellier *et al.*, 2009). *Lessonia trabeculata* fue inicialmente confundida con *Lessonia flavicans* y *L. fuscenses*, “pero a partir de características distintivas fue posible reconocerla como una nueva entidad (Villouta y Santelices, 1986).

Las poblaciones de estas macroalgas pardas en el Perú se distribuyen principalmente en áreas someras (Acleto, 1986; Imarpe, 2007; Zavala *et al.*, 2015), por lo que son susceptibles de ser removidas de forma parcial o total por la braveza del mar, en especial *Macrocystis pyrifera* y *Lessonia trabeculata*, debido a que su talo y fronda ocupan directamente la columna de agua (Schiel y Foster, 2015). Mientras que *Lessonia* spp. se distribuye mayormente al sur de la Reserva Nacional de Paracas, en Ica, las del género *Macrocystis* presentan un mayor rango de distribución que involucra las costas del sur, centro e incluso norte del Perú, hasta los 6° S. (Acleto, 1986; Ramírez *et al.*, 1991).

Con respecto a su especiación, Tellier y col. (2009) indican la posible existencia de dos linajes divergentes en *Lessonia nigrescens* —una a cada lado de la frontera biogeográfica ubicada en los 30 °S que separa la Provincia Peruana (Pp) de la Provincia Magallánica (Pm)— y postulan la existencia, mediante estudios genéticos, de una zona intermedia desde donde se habría producido la expansión del linaje norteño de *L. nigrescens* en favor de la corriente de Humboldt.

La característica morfológica más saltante para la diferenciación taxonómica de *L. trabeculata* es la presencia de corteza lagunar a modo de trabéculas en láminas y estípites (Villouta y Santelices, 1986; Fernández *et al.*,

1994). El esporofito presenta un rizoide masivo asimétrico e irregular con hapterios parcialmente libres o fusionados en los especímenes jóvenes. El número de estípites es variable (de 1 a 47), con láminas o frondes lineales o lineales lanceoladas, y de margen suave o dentado; mientras que *Lessonia nigrescens* presenta un rizoide cónico con hapterios fuertemente fusionados, estípites muy flexibles y frondas proporcionalmente más alargadas de bordes finamente dentados.

Lessonia spp. porta sobre las frondas y estípites estructuras denominadas “soros”, donde se almacenan las esporas (Acleto *et al.*, 1986). Dichas estructuras se perciben como manchas de coloración distinta al resto de la lámina. Las frondas reproductivas de *Lessonia trabeculata* se consideran maduras cuando los soros distales se tornan pigmentados y pierden parte de su tejido (Tala *et al.*, 2004).

El entendimiento de la historia de vida de *Lessonia* ha avanzado a raíz de cultivos experimentales de algunas especies (Edding *et al.*, 1994). Como todas las laminariales, posee un ciclo de vida heteromórfico con dos fases (haploide y diploide), con un esporofito diploide macroscópico visible, y una fase haploide (gametofito) a modo de filamento microscópico.

Los gametos se encontrarían por medio de feromonas y se produciría la fertilización en el gametofito hembra (Tellier *et al.*, 2009). Algunos individuos de *L. trabeculata* producen separadamente gametofitos masculinos y femeninos; otros, en un mismo individuo, ambos gametofitos. La fertilización de un gametofito femenino produce cigotos diploides, los cuales se desarrollan vía mitótica y produce un esporofito diploide, el cual completa el ciclo de vida, ciclo haplo-diplóntico heteromórfico (Vásquez, 2009).

Tala *et al.* (2004) trabajaron en el norte de Chile, en tres zonas con diferente hidrodinámica y exposición, y abordaron aspectos clave de la fenología reproductiva de *L. trabeculata* en las fases esporofítica y gametofítica, teniendo en cuenta la variabilidad espacial y estacional. En su investigación hallaron diferencias estacionales en el tamaño y la biomasa de las áreas reproductivas

situadas en las frondas correspondiendo menores valores para los meses cálidos (verano y primavera), en contraste con los meses de otoño. Los gametofitos, producto de dichas esporas, presentaron a su vez alta fertilidad y éxito reproductivo. En dicho estudio se estima también el número de esporas que pueden ser liberadas por una sola planta adulta de *L. trabeculata*, el cual bordea las 4×10^9 esporas. m^{-2} que pueden ser obtenidas de un número de 100 frondas o láminas.

Los aspectos reproductivos y morfológicos de *L. trabeculata* son dependientes de las condiciones ambientales y la distribución geográfica (Tala *et al.*, 2004). En este contexto, la hidrodinámica del entorno juega un rol clave en la diferenciación morfológica y fisiológica de las plantas. Vega y cols. (2005) reportan la presencia de dos morfotipos de *L. trabeculata*: una arbustiva, asociada generalmente con bosques de *Macrocystis*, y una “arborescente”, ubicada en los estratos de mayor profundidad. Este último morfotipo es el que usualmente forma las “praderas” monotípicas usuales en nuestras costas.

Las laminariales, en general, tienen una tasa de crecimiento elevada (Shiel y Foster, 2015; Chapman y Craigie, 1977; Tala *et al.*, 2004). En Arequipa, se estimó en aproximadamente 21 meses el tiempo que requiere *L. trabeculata* para lograr el tamaño comercial (Imarpe, 2019).

L. trabeculata tiene mayor vitalidad reproductiva en áreas con fuerte hidrodinámica, en contraste con los especímenes que se desarrollan en áreas protegidas, poco expuestos al oleaje. De modo similar a otras especies de laminariales, el crecimiento y reproducción en *L. trabeculata* puede ocurrir durante todo el año (Tala *et al.*, 2004); no obstante, solo las esporas liberadas en determinada época del año son capaces de reflejar reclutamientos exitosos. Dicha estrategia reproductiva estacional aplicaría especialmente a los eventos El Niño y La Niña (Tala *et al.*, 2004).

En el Perú, es escasa la información sobre los eventos El Niño (EN) y su efecto sobre las poblaciones de algas, los cambios en su dinámica, la capacidad de recuperación y el grado de perturbación que les provoca. No obstante,

trabajos puntuales han permitido establecer un panorama discreto del impacto a nivel de comunidades.

En Chile, se produjo la mortalidad masiva de *Lessonia nigrescens* en casi 600 km de litoral costero, como consecuencia del evento El Niño 1982-1983 (Castilla y Camus 1992; Camus, 1994). Contados “parches” de la especie sobrevivieron en zonas puntuales de la costa con cierta protección hidrodinámica y fuertes procesos de surgencias. La recuperación de la especie, a niveles previos al EN 82-83, habría tomado casi 20 años (Martínez *et al.*, 2003). La diversidad genética de dicha especie puede también ser afectada por los eventos de El Niño, como ha sido demostrado por Martínez y cols. (2003), quienes encontraron que la heterozigosidad de las poblaciones que soportaron el evento fue menor a la mitad de la encontrada en otras localidades.

Durante el primer trimestre de 1997 en el litoral peruano, el ingreso de masas de aguas cálidas ocasionó la mortandad masiva de los bosques submareales de *M. pyrifera* en la costa central (Lleellish *et al.*, 2001). La especie, en el curso de dos meses, prácticamente desapareció de los fondos duros submareales, lo que afectó la comunidad de peces e invertebrados asociados.

Con relación a las desapariciones masivas de algas pardas durante El Niño, Arntz y Fahrbach (1996) mencionan que, durante el EN 1982-1983, los bosques sublitorales de *M. pyrifera* colapsaron en marzo de 1983 y grandes cantidades de estas algas fueron arrastradas hacia la orilla; asimismo, indican que, en la bahía de Ancón (11°46'S, 77°12'W), el “choro” (*Aulacomya ater*) y *M. pyrifera*, especies dominantes a 10 m de profundidad, desaparecieron completamente durante el transcurso del evento.

En este caso, es necesario mencionar que en Paracas (Ica) se produjo la mortandad casi completa de las praderas de *Lessonia trabeculata* aledañas a la isla Independencia, y solo quedaron pequeños grupos a profundidades de 15 m (Fernández, 2003). La drástica disminución en la cobertura y densidad de las

praderas submareales duró aproximadamente 7 meses (desde fines de la primavera de 1997 hasta su fase más crítica, durante el verano de 1998).

De manera similar a lo ocurrido con *Macrocystis pyrifera* en la bahía de Pucusana y *L. trabeculata* en Paracas, en Ilo (Moquegua), a más de 400 km al sur, se produjo durante el verano de 1998 una masiva mortandad de *Lessonia* spp., inicialmente advertida en los estudios de especies indicadoras realizados por el Instituto del Mar del Perú.

Tarazona *et al.* (1988) encontraron, en agosto de 1986 (tres años después del EN 1982-1983), poblaciones poco densas, con individuos todavía jóvenes, de las algas *M. pyrifera* y *Lessonia* spp. en los sustratos duros del nivel submareal de la bahía Independencia (14° 14' S, 76° 10' W). Y, en los meses posteriores, observaron una rápida proliferación y crecimiento de estas macroalgas y la extensión de su distribución vertical de 6 m a 12 m de profundidad. Además, mencionan que, en Ancón, hasta marzo de 1987 (cuando realizaron evaluaciones) no encontraron algas pardas grandes, como *M. pyrifera* o *Lessonia* spp.”

Por otro lado, Arntz y Fahrbach (1996) indican que la recuperación de las poblaciones de algas pardas frente a las costas del Perú se inició a fines de 1985 y agregan que “... tardará años para que las praderas de algas pardas alcancen nuevamente su altitud y extensión original”. Asimismo, señalan que, al igual que en California, la recuperación de las poblaciones de algas pardas en el Perú y Chile es muy lenta, por lo que necesitarán hasta un decenio para retornar a sus condiciones previas.

Potencial de uso sostenible de *L. trabeculata*

La explotación mundial de algas alginophytas se incrementó un 104% entre 1970 y 1983 (Jelvez *et al.*, 1983) debido al cultivo artificial de *Laminaria* en Japón y China (Tseng, 1981). A nivel global, las poblaciones naturales de laminariales han estado sujetas a estrés, por causa de la intensa explotación.

La potencialidad de las algas pardas radica en su rápido crecimiento y regeneración de biomasa. El aprovechamiento de peces e invertebrados involucra al menos dos niveles en los eslabones de transferencia de energía, lo que incrementa el costo sobre los procesos y las funciones del ecosistema marino. Las algas, como productores primarios, solo necesitan luz solar y nutrientes, que en nuestro medio son muy altos debido a las “surgencias”. Por otro lado, con relación a su aprovechamiento industrial, las algas marinas son de fácil extracción, manipulación y bajo costo de obtención de materia prima respecto de la inversión.

Lessonia es considerada una especie perenne en el medio que habita y, por lo tanto, clave para estructurar los bosques de “*kelp*”. La especie forma densas poblaciones dominantes en biomasa, en las que las plantas adultas pueden alcanzar tamaños mayores a 2 m de longitud y alrededor de 3 kg de peso húmedo. Las frondas representan aproximadamente el 50% de la biomasa del alga, mientras que el 50% restante se distribuye entre el rizoides y los estípites (Hoffman y Santelices, 1997).

Lessonia spp. es un gran recurso en Sudamérica, cuyo aprovechamiento fue sugerido tempranamente (Llaña 1948b). El potencial de utilización de *Lessonia* en el Perú fue abordado a fines de los años 90 (Acleto, 1986; Fernández *et al.*, 1994). La especie contiene altas cantidades de alginatos y otros componentes primarios de gran valor comercial en la industria farmacéutica (materia prima para moldes de prótesis odontológicas), alimentaria (emulsificantes para helados y gelatinas), textil y papelera. El alginato es un polisacárido constituido por ácido manurónico y ácido gulurónico. La proporción entre ambos ácidos resulta de especial interés para determinar las modificaciones químicas de los polisacáridos ante presiones ambientales (Chandia *et al.*, 2001).

L. trabeculata y *L. nigrescens* son algas ricas en microelementos (yodo, calcio, hierro, cobre y zinc), ácidos grasos poliinsaturados, alginatos de ultraviscosidad. Asimismo, se ha señalado la importancia ecológica de ambas

especies en la absorción de mercurio, metal altamente contaminante (Cruz *et al.*, 2012).

Durante la última década, los bancos naturales de *Lessonia nigrescens* y *Lessonia trabeculata* que existen a lo largo de la costa central y norte de Chile han sido cosechados para su exportación como materia prima (Edding *et al.*, 1994), y una pequeña fracción fue aprovechada por la industria local de gel o como fuente de alimento fresco, principalmente para el cultivo de “abalon” (*Haliotis* spp.). La demanda local de *kelp* en dicho país, durante el referido periodo, significó aproximadamente 300 000 t de peso seco de materia prima, con un retorno de más de US \$ 70 millones (Vega *et al.*, 2013, Vásquez *et al.*, 2013). Al respecto, Camus *et al.* (2018), mencionan que el desarrollo comercial de estos cultivos ha sido estimulado por el creciente consumo y demanda de nuevos mercados, como el consumo humano y las aplicaciones de biocombustibles y químicos.

Estimados de biomasa y stock explotable en *L. trabeculata*

Respecto de la distribución, concentración y biomasa poblacional para el aprovechamiento de *L. trabeculata*, se han realizado estudios en Ilo y Moquegua (Benavente y Aguirre, 1994), así como en Ica y Arequipa (Zavala, 2001; Buschmann *et al.*, 2004; Arguelles *et al.*, 2011; Tejada *et al.*, 2018). El inicio de la actividad extractiva comercial y la evolución de sus desembarques o descargas en la década pasada ha sido documentado por Castillo (2011). Luego de una breve etapa de intensa extracción comercial de algas pardas, que puso en peligro el recurso, el Estado peruano implementó medidas para su ordenamiento y conservación (PRODUCE, 2005; PRODUCE, 2008; PRODUCE 2008 a; PRODUCE, 2008 b; PRODUCE, 2013; PRODUCE, 2015; PRODUCE, 2016), por las cuales se autorizó únicamente la recolección de las que son varadas naturalmente.

El IMARPE promovió estudios específicos para conocer patrones de varamiento y biomasa en los departamentos de Ica y Arequipa, y registró 146 varaderos de macroalgas pardas, 91 de los cuales se ubican en Ica; 76, en

Arequipa; ocho, en Moquegua, y seis, en Tacna (IMARPE, 2014). En la región Tacna, la actividad de colecta se incrementó a partir del 2016 hasta la fecha; no obstante, los volúmenes de macroalgas varadas se acopian en Moquegua, para luego ser trasladados a las plantas de procesamiento ubicadas en Arequipa e Ica (IMARPE, 2014).

A pesar de la importancia económica y ecológica de *Lessonia* (Vásquez *et al.*, 2013), la información en nuestro país respecto de su biología, potencial como especie clave o formadora de hábitats y, en especial, sobre las respuestas de la comunidad ante los cambios ambientales producidos por los eventos de El Niño es escasa y dispersa, aun cuando se ha iniciado su explotación y aprovechamiento con fines comerciales.”

II. HIPÓTESIS

2.1. HIPÓTESIS NULA

No se produjeron diferencias significativas en las respuestas de las praderas de *L. trabeculata* en Ilo, ante el impacto del evento El Niño 1997-1998.

2.2. HIPÓTESIS ALTERNATIVA

Existen diferencias significativas en las respuestas de la especie ante el impacto del evento El Niño 1997-1998.

III. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto del evento El Niño 1997-1998 en la pradera de *Lessonia trabeculata* en Ilo.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Analizar el impacto del evento El Niño 1997-1998 en los parámetros morfométricos de *Lessonia trabeculata*.

Examinar las tasas de crecimiento y los cambios en la densidad de *L. trabeculata* asentada durante el evento El Niño 1997-1998.

Analizar las implicancias del impacto de los eventos El Niño —en especial, el producido en 1997-1998— sobre la gestión del recurso.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

Ambiente físico en el que se asientan las praderas de *L. trabeculata* en Ilo

4.1. Área de estudio

El área de estudio abarcó alrededor de 11 km de litoral, desde Punta Blanca hasta Punta Coles (Fig. 1), cerca del puerto de Ilo. La localidad donde se concentró el mayor esfuerzo de muestreo, debido al seguimiento de plantas recién asentadas, fue Punta Coles, una punta guanera con cierto grado de protección por parte del Estado peruano, y que actualmente forma parte de la Reserva Nacional de Islas y Puntas Guaneras. El litoral de Punta Coles presenta islotes, “bajas” y “peñeríos”, con predominio de litoral rocoso. Constituye una zona de fuerte oleaje y alta hidrodinámica. Punta Coles se ubica a 6 km del puerto de Ilo.

En zonas expuestas y más profundas (14 a 18 m de profundidad) se encontraron grupos aislados de *L. trabeculata* que habían sobrevivido las condiciones tropicales anómalas de El Niño. Dichos “parches” estaban constituidos por ejemplares adultos con más de 4 años de antigüedad, como mínimo, estimados a partir de los resultados obtenidos en morfometría y estudios realizados en Chile. A dicho grupo se le denominó “*Las sobrevivientes del evento El Niño 1997-1998*”.

Un segundo grupo de estudio estuvo constituido por esporofitos juveniles asentados (visibles macroscópicamente) durante 1998, cuando las condiciones

del mar se normalizaron. A dichas plantas se les denominó “juveniles de la generación 1998”. El reclutamiento durante ese año tuvo lugar en dos picos: el de invierno, al cual correspondió el primer grupo de plantas marcadas, y el de primavera, que se extendió hasta el verano de 1999. Los ejemplares del primer pulso de reclutamiento, ya con un tamaño apropiado, fueron marcados en setiembre mediante placas de acrílico, y se observó su desarrollo en el tiempo.

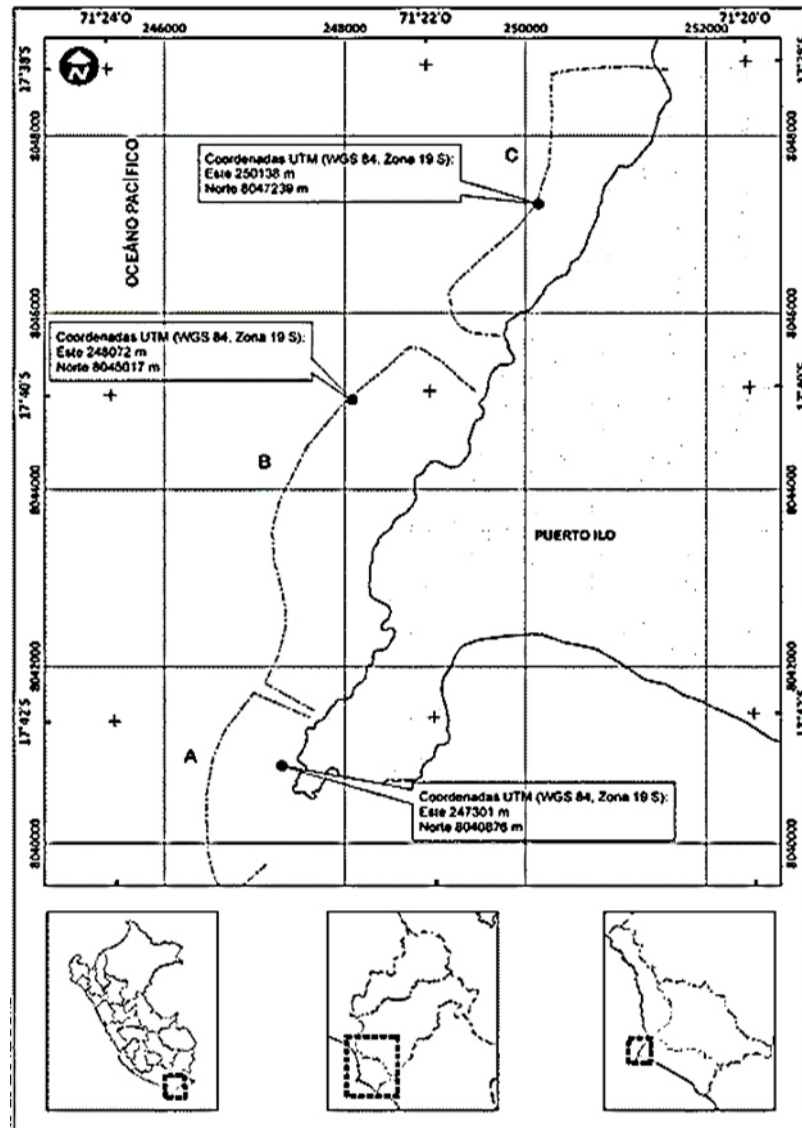


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio en el litoral de Ilo. Al sur, se observa el área natural protegida de Punta Coles.

Los ejemplares del segundo pulso de reclutamiento, en primavera, fueron marcados aproximadamente a los 5 meses de su vida como esporofitos, cuando tuvieron un diámetro de rizoide suficientemente sólido para soportar la marca de acrílico.

Para el seguimiento de las plantas juveniles recién asentadas en el área de Punta Coles, se estableció como estación la mencionada a 14 m de profundidad, en la cual se observó el crecimiento y repoblamiento de las plantas juveniles. En esta misma estación, se evaluó la recuperación de plantas adultas sobrevivientes al evento El Niño 1997-1998.

Se consideró, asimismo, la accesibilidad del lugar, la hidrodinámica de las corrientes y la facilidad de marcaje de la zona. Se utilizó la triangulación desde tierra, así como el sistema de posicionamiento global (GPS). En el fondo, se ubicó, a modo de lastre, dos costales de rafia blanca llenos de rocas (para poder distinguirlos del fondo rocoso), con una boya que flotaba un metro y medio por encima. Estas previsiones fueron necesarias para facilitar la ubicación del área de trabajo y reducir el tiempo de buceo destinado a ello. Al finalizar el estudio, se retiraron todos los objetos utilizados para la señalización de la zona, a fin de evitar la alteración y contaminación visual del paisaje submarino.

Las evaluaciones de campo tuvieron una frecuencia mensual (excepto cuando las condiciones de oleaje no permitieron el embarque), durante el periodo mayo de 1998 a agosto del 2000.

Las jornadas de buceo fueron realizadas entre las 09:00 y las 14:00 horas. Durante cada mes se destinaron entre 2 y 3 días para realizar la colecta de información. El tiempo de navegación aproximado entre el Puerto de Ilo y el área de estudio (Punta Coles) varió entre 30 y 90 minutos.

4.2. Aspectos morfométricos

Se eligieron parámetros morfométricos que reflejaran mejor los cambios significativos de la población a lo largo del tiempo.

Para lograr una mayor precisión en la investigación, periódicamente se extrajeron ejemplares adultos y juveniles de *Lessonia trabeculata* para hacer las mediciones en el laboratorio, del diámetro del disco de adhesión (rizoide o “raíz”), la longitud máxima (hasta el ápice del filoide más distal), el peso total, el peso del estípite, el peso y la longitud de las frondas (también denominadas láminas), y el número de dicotomías (ramificaciones de los estípites inmediatamente después de la base). En el caso de las plantas juveniles, se añadieron, como parámetros, la longitud y el ancho de las láminas más antiguas.

4.3. Estimación de la abundancia y biomasa de *L. trabeculata* posterior a El Niño 97-98

Las estimaciones de abundancia y biomasa se realizaron en el año 2000, luego de la recuperación parcial de la pradera. El área de estudio abarcó los 17° 37' 56" E y 17° 40' 00" S, entre la línea de orilla y los 20 m de profundidad. Se evaluaron un total de 42 estaciones mediante 210 lances. En cada estación, se calculó la abundancia relativa utilizando una unidad de muestreo de 10 m² (5 m de largo por 2 m de ancho), la cual fue replicada 5 veces, excepto en las estaciones donde la cobertura de sustrato rocoso fue nula. En dichos casos, se asumió como 0 el valor de densidad para las 5 réplicas.

Se realizaron muestreos destructivos para las estimaciones de la biomasa total y la biomasa cosechable, y no destructivos para la obtención de datos sobre crecimiento, reproducción y sobrevivencia de *L. trabeculata*.

Se consideró un muestreo estratificado al azar, dividiéndose el área de estudio en tres estratos, de 0 a 10, 10 a 15 y 15 a 20 m de profundidad, para lo cual se tomó en cuenta los patrones de abundancia encontrados durante el seguimiento de la especie en los meses previos. Las unidades de muestreo se orientaron perpendicularmente a la línea de la orilla.

En cada lance se contaron las plantas de *Lessonia trabeculata* discriminando las plantas adultas de las juveniles. Las más pequeñas (reclutas

asentadas entre el invierno y la primavera de 1999) fueron evaluadas por medio de un cuadrante de 25 cm de lado.

Al mismo tiempo, se tomaron datos 02 datos biométricos de los ejemplares (diámetro mayor del rizoide y número de dicotomías). Estos datos sirvieron para estimar el peso húmedo promedio de las plantas juveniles y adultas, utilizando los resultados de los modelos de regresión obtenidos durante los muestreos destructivos de plantas juveniles y adultas en Punta Coles.

Debido a las consideraciones expuestas, la ubicación final de las estaciones de evaluación para estimar la abundancia y biomasa de *L. trabeculata*, fueron precisadas “*a posteriori*” durante la ejecución de los muestreos por lo que, dicha información se indica en la sección de resultados.

4.4. Crecimiento: marcaje de nuevas reclutas, grupo otoño-invierno 1998

En setiembre de 1998, en Punta Coles, a 14 m de profundidad, se ubicó, cerca de la zona de algas adultas sobrevivientes, un área de plantas juveniles con 3 a 5 meses de asentadas. Se marcaron inicialmente 20 de ellas, con etiquetas de acrílico fijadas a los rizoides, a fin de evaluar su crecimiento. El marcaje se llevó a cabo en dos etapas, en setiembre y octubre del mismo año. Se obtuvieron periódicamente datos de longitud máxima, número de frondas, longitud máxima de fronda, numero de dicotomías en el estipe principal y diámetro del rizoide. También se evaluó la frecuencia e intensidad del pastoreo sobre las láminas. Dichos datos fueron registrados en el lugar del experimento mediante buceo *hooka*.

4.5. Crecimiento de nuevas “reclutas”: el segundo pulso de reclutamiento (cohorte de primavera 1998)

En octubre de 1998, se observó un intenso pulso de reclutamiento compuesto de diminutas algas pardas laminariales, las cuales, posteriormente, mediante análisis genético, fueron confirmadas como *L. trabeculata*.

En marzo del año siguiente, cuando los jóvenes esporofitos tuvieron un rizoide lo suficientemente fuerte para llevar con éxito una etiqueta acrílica, se marcaron inicialmente 12 de ellos, iniciándose a partir de dicho mes el seguimiento de su evolución y crecimiento. Se evaluaron, *in situ*, los principales parámetros morfométricos de estas algas (longitud total, dicotomías en el estípite principal, diámetro mayor del rizoide, longitud de las fronda y ancho de las frondas) buscando identificar cuál de ellos explicaba mejor el crecimiento en las fases iniciales de desarrollo.

4.6. Competencia por espacio: cambios temporales en la densidad de juveniles bajo el dosel

Para evaluar los aspectos de competencia por espacio, se tomaron en cuenta los cambios en la densidad de plantas durante los meses sucesivos, a través de 3 cuadrantes con 625 cm² de superficie (25 cm por lado) colocados de manera aleatoria sobre el sustrato. En cada muestreo, se procuró colocar los cuadrantes siguiendo una orientación excéntrica, desde el núcleo de reclutamiento hacia la periferia, para evitar, en lo posible, que el número de plantas extraído afecte la abundancia total. Aquellas plantas que eran muy pequeñas (menores de 10 mm) solo se midieron con una regla milimétrica y fueron enumeradas para obtener datos de densidad.

En la Tabla 1, se resume el intervalo de tiempo empleado para la evaluación de este parámetro, así como para las otras variables objeto del presente estudio.

4.7. Caracterización de *Lessonia* por análisis de DNA

Las diminutas macroalgas laminariales recién asentadas en los sustratos rocosos submareales durante la primavera de 1998, fueron enviadas al Laboratorio de Ficología de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, para su determinación taxonómica mediante análisis de DNA.

4.8. Fertilidad y herbivoría

Se evaluó la presencia de soros en las láminas como un indicativo del estado de fertilidad de la población. La frecuencia de frondas maduras se expresó en porcentaje. La evaluación de la fertilidad fue realizada en un total de 646 ejemplares.

Así mismo, se registró el pastoreo o herbivoría mediante la observación de la frecuencia de evidencia directa e indirecta de hendiduras, fisuras y mutilaciones en las frondas y estipes, provocadas por gasterópodos, equinodermos y peces.

Tabla 1. Resumen de los parámetros y variables y periodos de estudio en plantas de *Lessonia trabeculata* de Punta Coles- Ilo.

Parámetro	Periodo	Método	Variables	Muestreo
Plantas adultas (n 66)				
Morfométricos	Ene 99. a oct. 99	Destructivo	LT, DMR, PT, DIC	Al azar
Plantas juveniles del primer pulso de reclutamiento (n total 914)				
Biometría *	Dic. 1998 a agosto. 00	Destructivo	LT, DMR, PT, DIC	Al azar
Crecimiento (Marcaje)	Oct. de 1998 a dic. 99	Conservativo	LT, DMR, PT, DIC. Numero de láminas, número de hapterios.	Seguimiento
Plantas juveniles segundo pulso de reclutamiento				
Densidad (n 47)	Oct 98- agosto. 00	Destructivo	Densidad (Decaimiento poblacional)	Al azar
Crecimiento (Marcaje)	Feb 99 –Dic 99	Conservativo	LT, DMR, PT, DIC	Seguimiento
Biometría**		Destructivo	LT, DMR, PT, DIC	Al azar
Densidad y biomasa (N 201 lances)				
Biomasa total Densidad	Mar. 00 a agosto. 00	Conserv./destruc.	Densidad y biomasa	Al azar

4.9. Uso del recurso: Obtención de ácido algínico

Ante el creciente interés sobre *L. trabeculata* como materia prima para la extracción de ficocoloides, se planteó la necesidad de evaluar el rendimiento de la especie y se confrontó con el de *Macrocystis pirifera*. En ese sentido, se colectó 25 esporofitos adultos de *L. trabeculata* en la zona submareal de Punta

Coles, a 8 m de profundidad, para obtener como mínimo 10 kg de algas secas. Las algas fueron rotuladas, secadas y procesadas para su transporte hacia el Laboratorio de la Facultad de Química e Ingeniería Química de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. El proceso metodológico seguido para la obtención de ácido algínico consistió de un pretratamiento para eliminar las sales solubles, el lavado con solución de HCl 0.2 N para eliminar las impurezas, el enjuague con agua destilada, el calentamiento a 45 °C durante 10 minutos, la extracción de la algina mediante solución de Na_2CO_3 al 10% en peso, y el calentamiento, reposo, dilución, ajuste de pH, filtrado y blanqueamiento con NaClO al 5,25% (Caja *et al.*, 2005).

4.10. Procesamiento SIG

Para la elaboración de los mapas de ubicación y mapa de estratos de profundidades y ubicación de puntos de evaluación de abundancia y biomasa, se utilizó el programa de ingeniería ArcGIS 9.6. Se contó con información base de fuentes oficiales (centros poblados, vías, entre otros), con imágenes *World Imagery* ESRI (febrero de 2018). Asimismo, se contó con los polígonos de los estratos de profundidades (0-5 m, 5-10 m y 10-20 m) para el área de estudio, basados en las isóbatas de la carta de navegación para el puerto de Ilo. Se realizó la proyección de coordenadas geográficas (GCS_WGS_1984) a coordenadas UTM (WGS-84 Zona 18 Sur), proceso que se realizó con el *ArcToolbox* utilizando la herramienta *Data Management Tools, Projections and transformations, Raster, Define projections*. La imagen fue insertada desde el *ArcGIS Online World Imagery*.

Como complemento, se procedió a realizar la superposición de información en una plantilla del ArcMap, que es donde visualiza e incorpora la información del área de estudio, asignando símbolos y creando los diseños finales de los mapas. Se verificó que todas las capas se encontrasen en una misma zona geográfica (UTM WSG-84 Zona 19 Sur) mediante un control de calidad de la propiedad de cada *shape* (capa de información) en la ventana “*Layer properties - Source*”.

Una vez terminado el diseño, se realizó la exportación del mapa de profundidades (necesario para determinar los estratos para la evaluación de biomasa) en formato PDF para su visualización, utilizando la rutina “Export map” del ArcMap, a una escala de 1:20 000.

4.11. Procesamiento estadístico y análisis de los datos

Para los datos de densidad (juveniles y adultos), se utilizó la transformación de datos ($\log x+1$, raíz cuadrada) para satisfacer los supuestos de normalidad. Se aplicó un análisis de varianza de una vía, con los meses como factor. Cuando correspondió rechazar la hipótesis nula de igualdad de medias, se realizó, *a posteriori*, una prueba de Tukey. Se utilizó el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis en aquellos parámetros y variables que no cumplieron las condiciones de normalidad o que estuvieron expresados en porcentajes.

V. RESULTADOS

5.1. Escenario ambiental

5.1.1. Temperatura del mar

En Ilo, la Temperatura Superficial del Mar -TMS, registro valores de 23°C y anomalías positivas que alcanzaron los +5.9 °C durante el mes de enero de 1998 (fig. 2), lo que estuvo asociado con la presencia de aguas subtropicales superficiales (Gómez, 2001). Las condiciones de El Niño continuaron en el verano de 1998, con una isoterma de 15 °C por debajo de los 100 m de profundidad.

El área de estudio, en Punta Coles, presentó valores entre 23 y 24 °C, y salinidades entre 35,4 y 35,5 ppm, lo que evidenció, para esos meses la presencia de aguas subtropicales subsuperficiales.

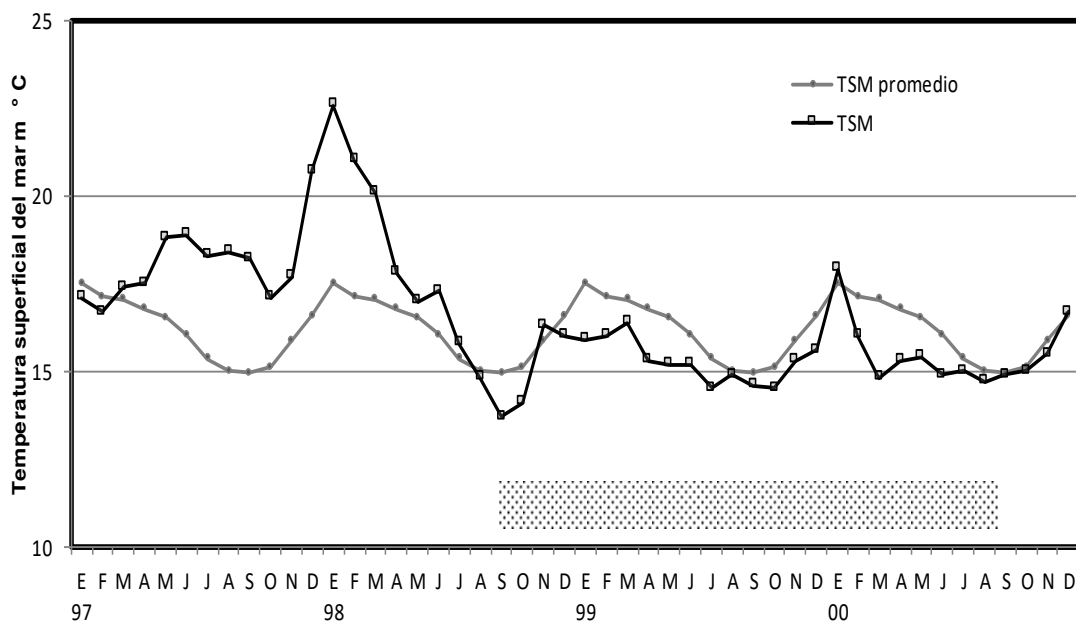


Figura 2. Temperatura superficial del mar (años 1997 al 2000) confrontada con el promedio histórico en Ilo. Se indica (en sombreado) el periodo de estudio.

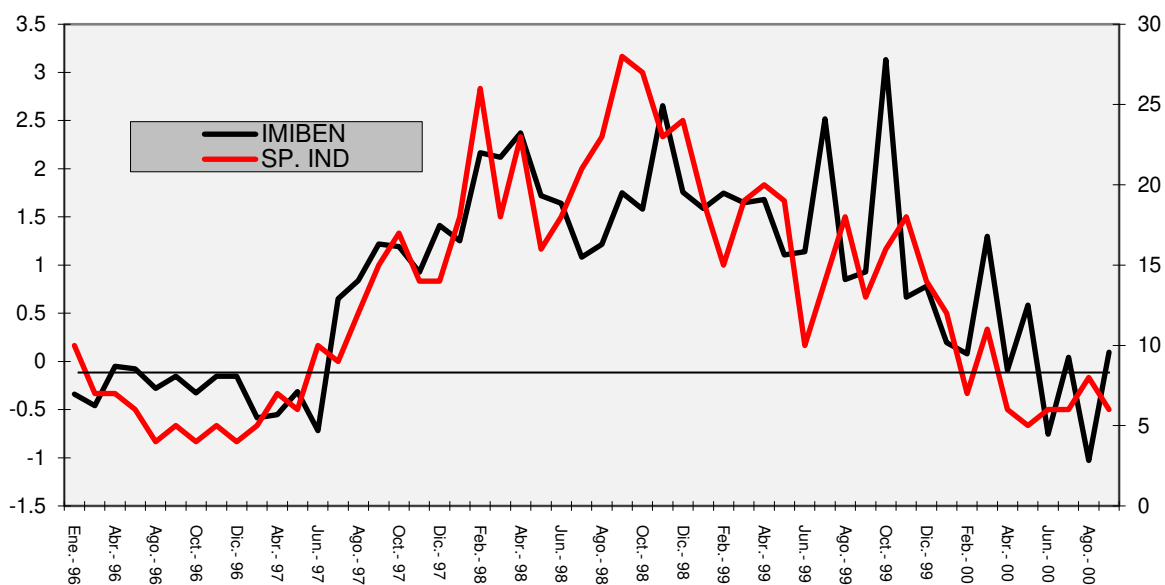


Figura 3. Índice multivariado de El Niño 97-98, obtenido a partir del análisis de las comunidades marinas someras en Pucusana (Imiben: Índice Multivariado del Evento El Niño).

En Ilo, la respuesta de los ecosistemas marinos a los cambios en la TSM se evidenció tempranamente con un periodo de retardo de aproximadamente 2 meses que siguió los patrones advertidos en la costa central para las comunidades de peces e invertebrados (Llellish *et al.*, en prensa). Al inicio del

periodo de estudio, se evidenciaron especies indicadoras de aguas cálidas, algunas de las cuales, provenientes de la Provincia Panameña, fueron consideradas como ampliaciones de registro para el Perú (tabla 2, fig. 3).

Hacia el sur, en la costa norte de Chile, una intrusión de aguas frías producto de zonas de afloramiento costero enfrió el ambiente marino, lo que interrumpió el proceso de calentamiento (Vásquez *et al.*, 2005).

Tabla 2. Especies indicadoras de aguas cálidas presentes al inicio de las evaluaciones de campo. Punta Coles, Ilo, setiembre de 1998.

Familia/especie	Nombre común
I. CRUSTÁCEOS	
Fam. MAJIDAE	
<i>Stenonorchinus debilis</i>	“cangrejo araña”
II. PECES	
Fam. APOGONIDAE	
<i>Apogon dovii</i>	“cardenal de mancha”
<i>Apogon pacifici</i>	“pez cardenal”
Fam. BLENNIIDAE	
<i>Plagiotremus azaleus</i>	“diente sable”
Fam. BRACHIOSTEGIDAE	
<i>Caulolatilus princeps</i>	“peje blanco”
Fam. CHAETODONTIDAE	
<i>Chaetodon humeralis</i>	“pez mariposa
<i>Johnrandallia nigrrostris</i>	“mariposa de hocico negro”
Fam. FISTULARIIDAE	
<i>Fistularia corneta</i>	“pez corneta”

5.2. Datos morfométricos

5.2.1. Plantas adultas sobrevivientes a El Niño 97-98

La longitud máxima promedio de los esporofitos adultos de *L. trabeculata* sobrevivientes al evento El Niño mostró un patrón estacional, con un pico a inicios del verano de 1999, para luego disminuir en agosto, hacia finales del invierno, de 309 cm a 210 cm. A partir de este mes, se inicia una discreta recuperación de la longitud máxima promedio durante la primavera ($F = 5,3$; $P < 0,001$) (fig. 4 y tabla 3). El peso húmedo promedio de las plantas adultas varió entre 3 y 10 kg, con el menor valor en agosto, lo que evidenció una tendencia decreciente. No obstante, el Anova de una vía, con los meses de 1999 como factor, no evidenció diferencias significativas para este parámetro ($F = 1,94$; $P < 0,08$) (fig. 5, tabla 3). El diámetro máximo de rizoide varió entre 19,1 y 29 cm, con el menor valor en el mes de junio, al inicio del invierno (fig. 6). Los valores fueron suficientes para rechazar la hipótesis nula de igualdad de medias con respecto a este parámetro ($F = 5,3$; $P < 0,001$), con enero, junio y octubre como los meses con valores contrastantes (Tukey, Alfa = 0,05 DMS = 7,95).

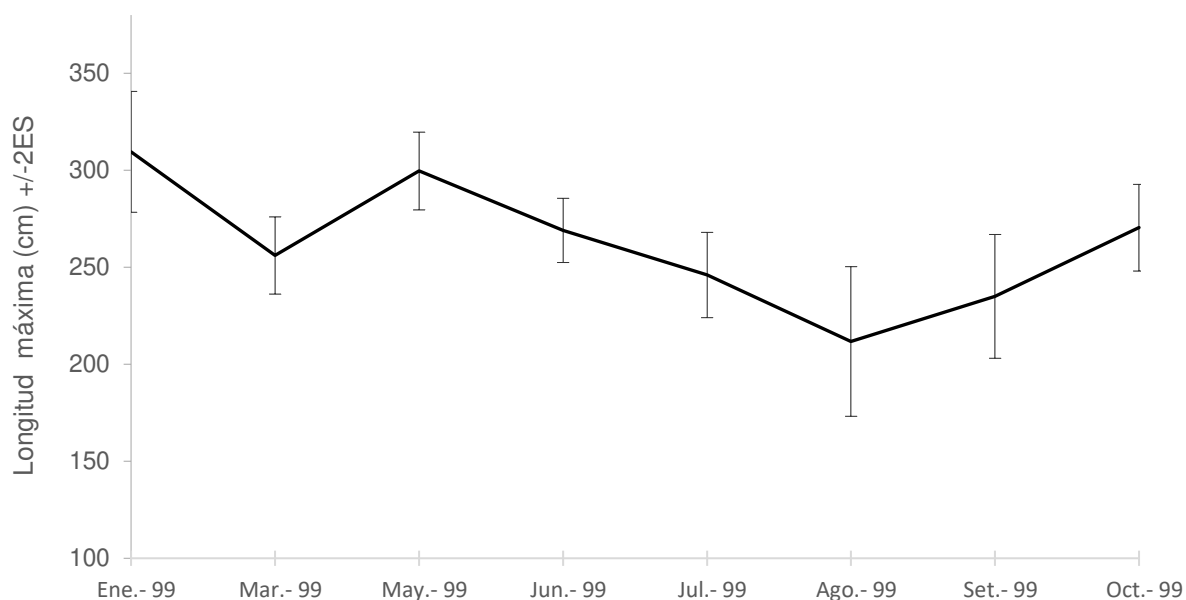


Figura 4. Variación de la Longitud máxima promedio en plantas adultas de *L. trabeculata*. Punta Coles, 14 m de profundidad (enero a octubre de 1999).

El número promedio de dicotomías o ramificaciones en el estípite principal, que expresa el crecimiento arborescente o el volumen del alga, se mantuvo relativamente estable ($F = 5,3$; $P < 0,001$) durante el periodo de estudio, pues varió de 12 cm a 15 dicotomías, con un valor máximo de 16 en el mes de junio (fig. 7, tabla 3).

Tabla 3. Análisis de varianza (Anova de una vía) de plantas adultas sobrevivientes a El Niño 97-98

<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Peso húmedo total					
N 66					
Mes	244,51	7	34,93	1,94	0,0797*
Error	1045,08	58	18,02		
DMR					
N 66					
Mes	419,75	7	59,96	2,7	0,0171
Error	1287,03	58	22,19		
Longitud total					
N 66					
Mes	25,35	7	3,62	5,3	0,0001
Error	39,65	58	0,68		
Número de láminas					
N 66					
Mes	13559999,65	7	193714,24	3,55	0,003
Error	3162496,29	58	54525,8		
Número de dicotomías					
N 66					
Mes	98,72	7	14,1	1,63	0,1456*
Error	502,31	58	8,66		
* Valores no significativos que no permiten rechazar la H_0					

Usando los meses como factor para evaluar la hipótesis de que los cambios en los principales parámetros morfométricos de plantas adultas de *L. trabeculata*, sobrevivientes al evento El Niño se deben a la recuperación de las condiciones del medio marino post evento.

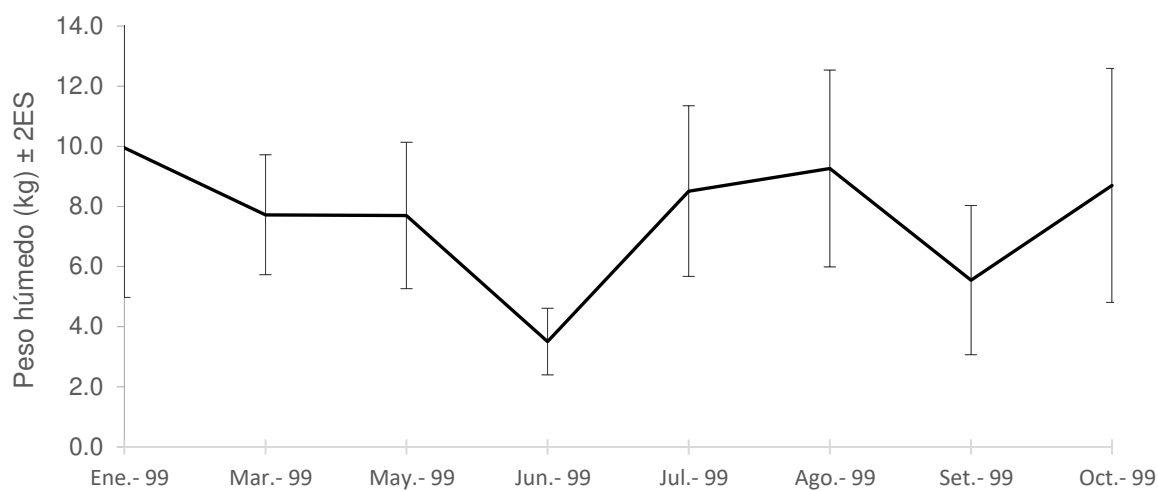


Figura 5. Variación en el peso húmedo promedio de plantas adultas de *L. trabeculata*, colectadas mediante muestreo destructivo. Punta Coles, Ilo. (enero a octubre de 1999).

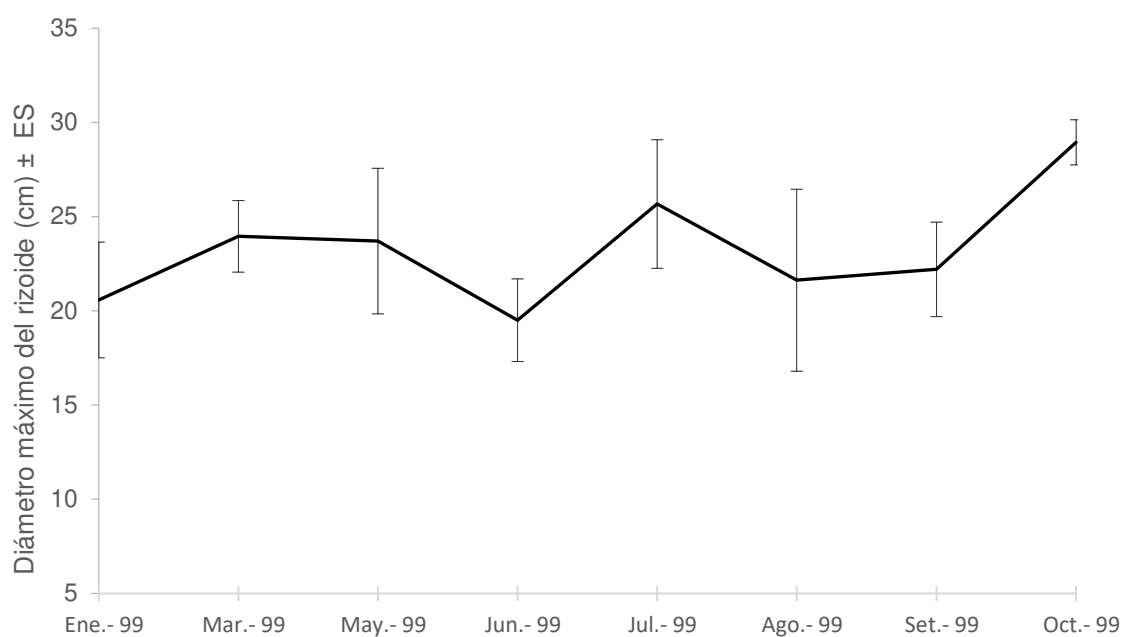


Figura 6. Evolución del diámetro máximo de Rizoide (DMR) en plantas adultas de *L. trabeculata*. Punta Coles, Ilo. (enero a octubre de 1999).

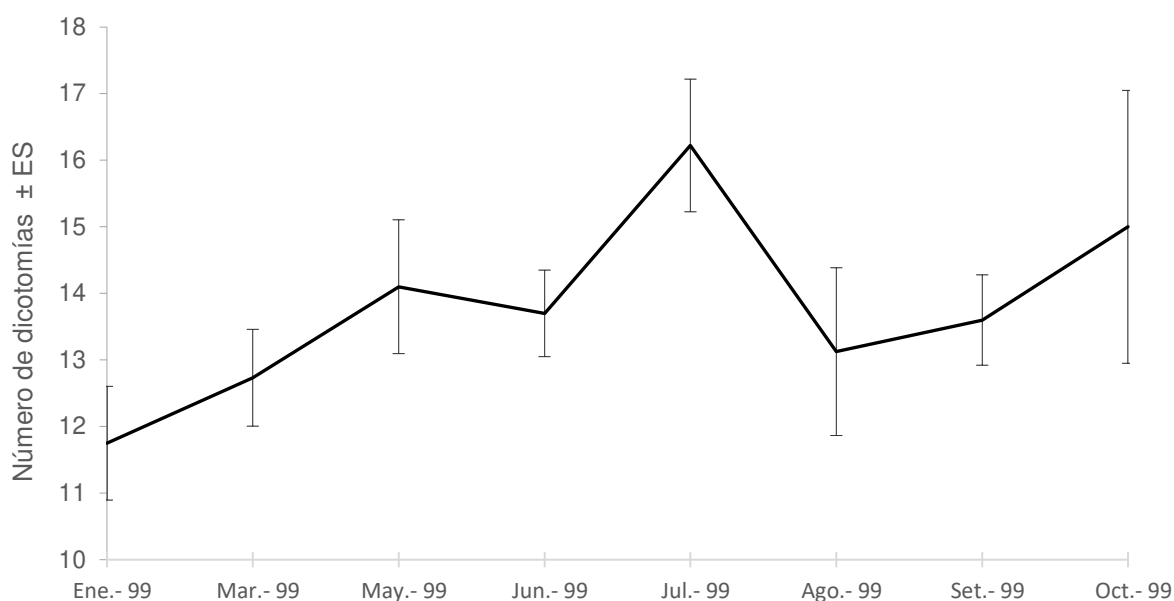


Figura 7. Variación temporal del número de dicotomías en el estipe principal. Plantas adultas de *L. trabeculata*. Punta Coles, 14 m de profundidad (enero a octubre de 1999).

5.2.2. Datos morfométricos (muestreo destructivo) de las plantas de la cohorte 1998. Las reclutas de El Niño 1997-1998

El parámetro de longitud máxima de los esporofitos juveniles de *L. trabeculata* producidos en 1998 se incrementó notoriamente de 8,06 cm a 206 cm desde setiembre de 1998 hasta agosto de 2000 ($F = 140$; $P < 0,000$) (tabla 4 y fig. 8). El mismo notable incremento se registró para los parámetros de peso húmedo (de 2 a 813,3 g; fig. 9, tabla 4), longitud y ancho promedio del filoide o lámina (de 120 a 900 mm y de 18 a 46 mm, respectivamente) (fig. 10 y 11), número de láminas (de 1 a 17 láminas, en promedio, en el periodo de estudio) (fig. 12) y diámetro máximo de rizoide (de 8 a 115 mm) (fig. 13). El número de hapterios, estructuras necesarias para el afianzamiento del rizoide, fue el único parámetro que tuvo una tendencia aparentemente uniforme con algunos picos en el invierno (de 3 a 6 hapterios) (fig. 14). Todos los parámetros biométricos evidenciaron diferencias significativas en sus valores promedio a lo largo del periodo de estudio (Anova de una vía con los meses como factor de contraste; $P < 0,000$ en todos los casos) (Tabla 4).

Tabla 4. Análisis de varianza (Anova de una vía) usando los meses como factor para evaluar los cambios en los principales parámetros morfométricos de plantas juveniles reclutadas luego del EN 97-98.

<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Peso húmedo total					
N 773					
Mes	6487038,503	16	405439,9064	101,12	0,000
Error	3031097,457	756	4009,38817		
DMR					
N 853					
Mes	448860,333	17	26403,549	65,981	0,00
Error	334142,4067	835	400,171		
Longitud total					
N 914					
Mes	215884372,68	17	12699080,746	140,238	0,000
Error	81136024,08	896	90553,598		
Longitud de lámina					
N 831					
Mes	45353781,747	17	2667869,514	67,88	0,0000
Error	31952000,012	813	39301,353		
Ancho de láminas					
N 906					
Mes	44957,52	17	2644,56	10,68	0,000
Error	219962,99	888	247,70		
Número de hapterios					
N 709					
Mes	619,969	16	38,748	13,243	0,000
Error	502,31	692	2,926		
* Valores no significativos que no permiten rechazar la Ho					

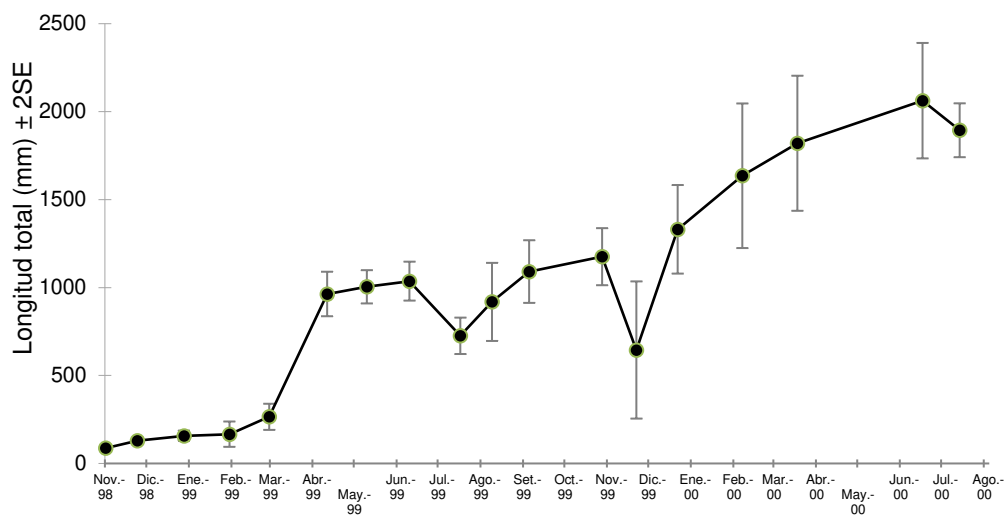


Figura 8. Variación temporal de la longitud total. Plantas juveniles de la cohorte 1998, Punta Coles, Ilo. Muestreo destructivo. (noviembre de 1998 a agosto de 2000).

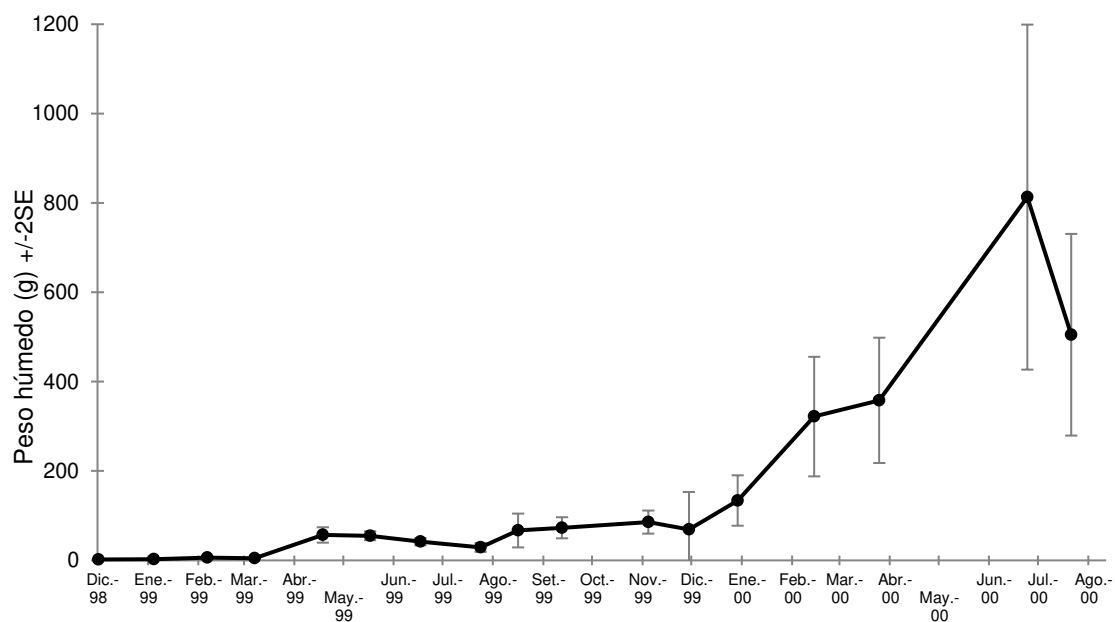


Figura 09. Evolución temporal de la biomasa expresada en peso húmedo. Esporofitos juveniles de *L. trabeculata*, reclutadas durante el otoño-invierno de 1998. Punta Coles, Ilo. 12-14 m de profundidad. (noviembre de 1998 a agosto de 2000).

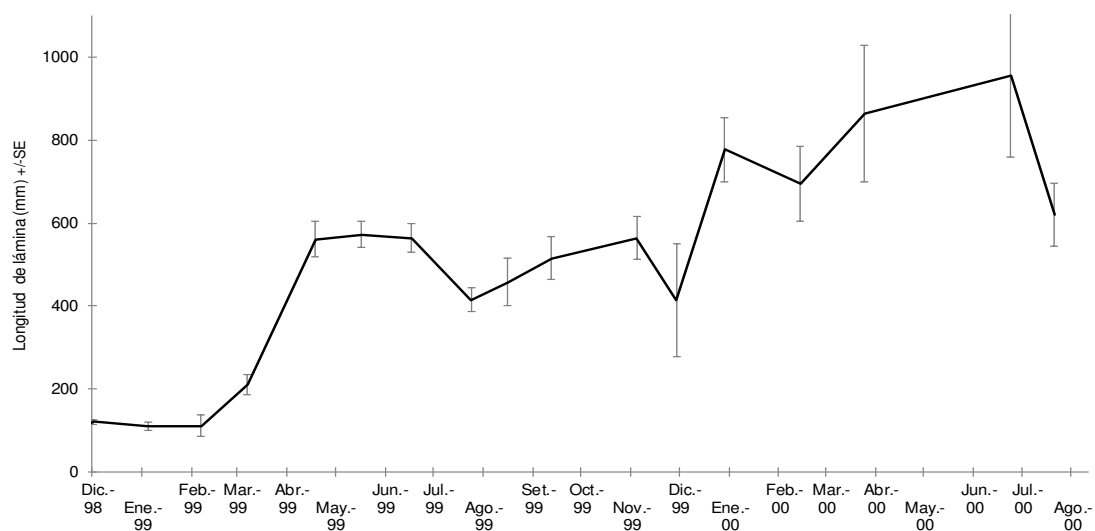


Figura 10. Variación temporal en la longitud de las láminas. Plantas juveniles de *L. trabeculata* reclutadas durante el otoño-invierno de 1998. Punta Coles, Ilo. (diciembre de 1998 a agosto de 2000).

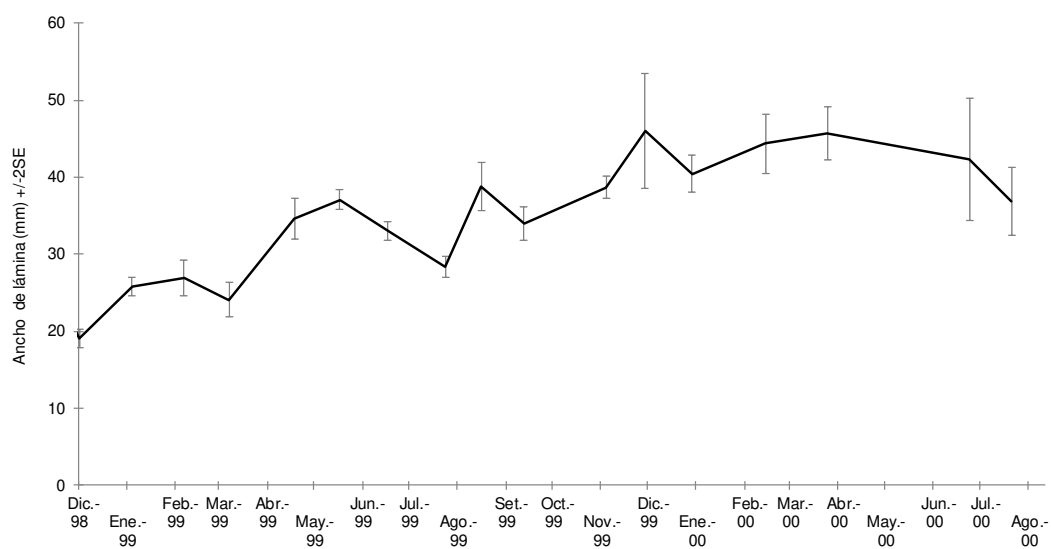


Figura 11. Variación temporal en el ancho de las láminas Plantas juveniles de *L. trabeculata* reclutadas durante el otoño-invierno de 1998. Punta Coles, Ilo. (diciembre de 1998 a agosto de 2000).

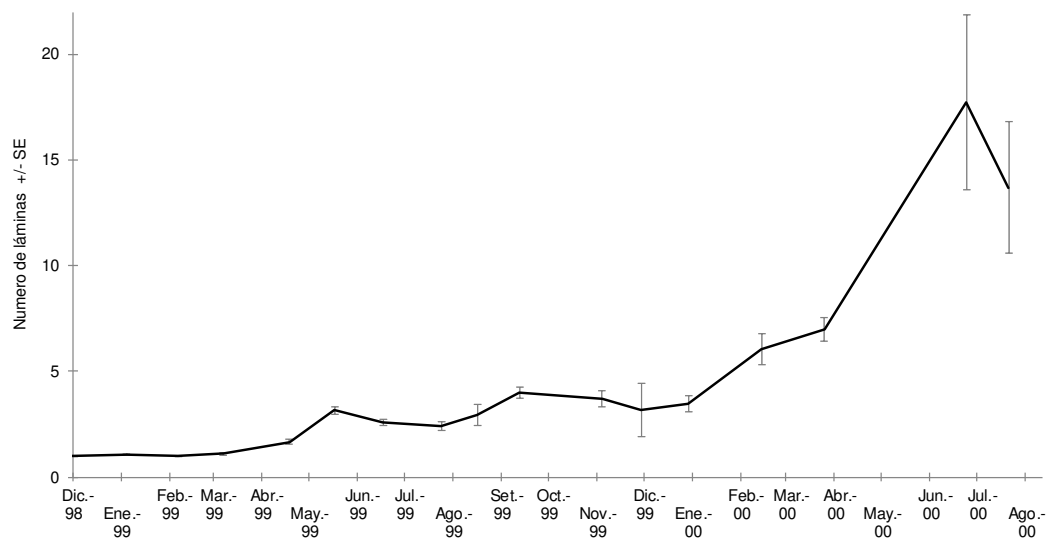


Figura 12. Evolución en el número de filoides (láminas) durante el periodo de estudio. Esporofitos juveniles de *L. trabeculata* reclutados durante el otoño-invierno de 1998. Punta Coles, Ilo. (diciembre de 1998 a agosto de 2000).

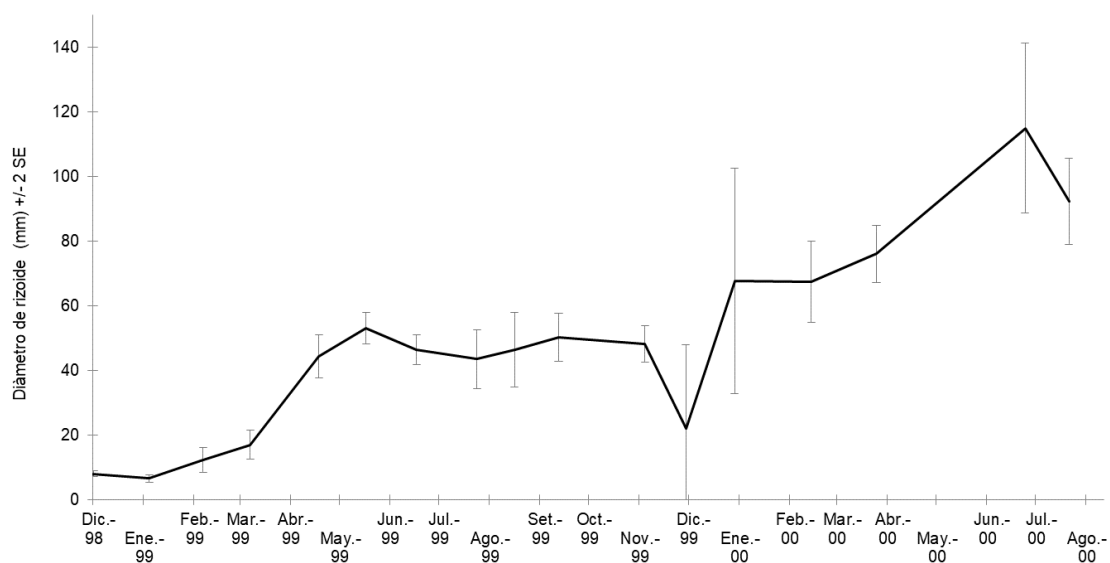


Figura 13. Variación temporal en el diámetro máximo de rizoide (DMR). Esporofitos juveniles de *L. trabeculata* reclutados durante el otoño-invierno de 1998. Punta Coles, Ilo. (diciembre de 1998 a agosto de 2000).

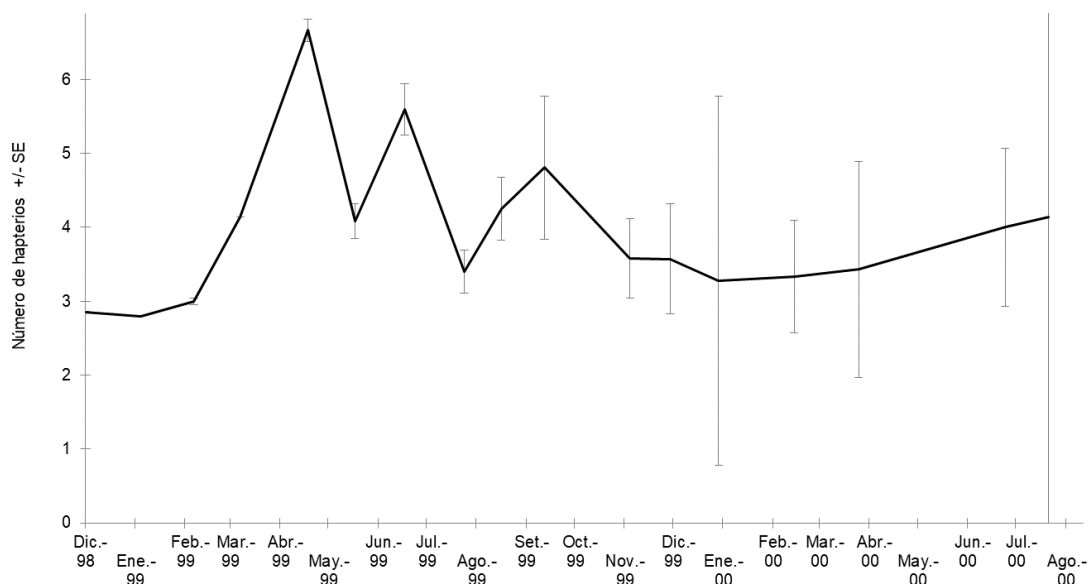


Figura 14. Evolución en el número de hapterios (estructuras de elongación del rizoide) durante el periodo de estudio. Esporofitos juveniles de *L. trabeculata* reclutados durante el otoño-invierno de 1998. Punta Coles, Ilo. (diciembre de 1998 a agosto de 2000).

5.3. Relaciones biométricas con mejor capacidad predictiva para el incremento de longitud o biomasa de *Lessonia trabeculata* (adultas y juveniles)

Los resultados de la regresión de potencia basada en mínimos cuadrados no evidenciaron correlaciones robustas entre las principales variables morfométricas de las plantas adultas. El diámetro máximo de rizoide (DMR) resultó la variable morfométrica con mayor estabilidad y capacidad predictiva para la población de algas adultas sobrevivientes a EN 97-98. No obstante, el análisis de la regresión de mínimos cuadrados tomando al DMR como variable independiente y al peso total como variable a ser predicha, indicó un bajo coeficiente de determinación ($R^2 = 0,415$) (fig. 15) y un factor de condición que se aleja del volumen teórico esperado ($b = 0,83$). La longitud total, un parámetro

de relativa facilidad de registro, no tuvo capacidad para predecir el peso total ($R^2 = 0,13$, $b = 1,11$) (fig. 16).

Eventualmente, se clasificó como “adultos” a los esporofitos con 20 cm de DMR. Se consideró como adultas plantas con medidas menores debido a las condiciones especiales de la temporada de evaluación.

A diferencia de lo encontrado en las plantas adultas, la ecuación de regresión potencial entre el (DMR) y el peso total de algas juveniles reclutadas en 1998 reveló un ajuste cercano al valor teórico de 3 y una adecuada respuesta del DMR para predecir el peso total de los esporofitos de esta cohorte (fig. 17). Se consideró como plantas juveniles aquellas con 5 cm o más de DMR. Las que presentaron valores menores a 5 cm fueron consideradas reclutas. La función logarítmica fue la que mejor expresó la relación entre longitud y el ancho de la lámina en las plantas juveniles, con un ancho máximo aproximado de 40 mm (fig. 18).

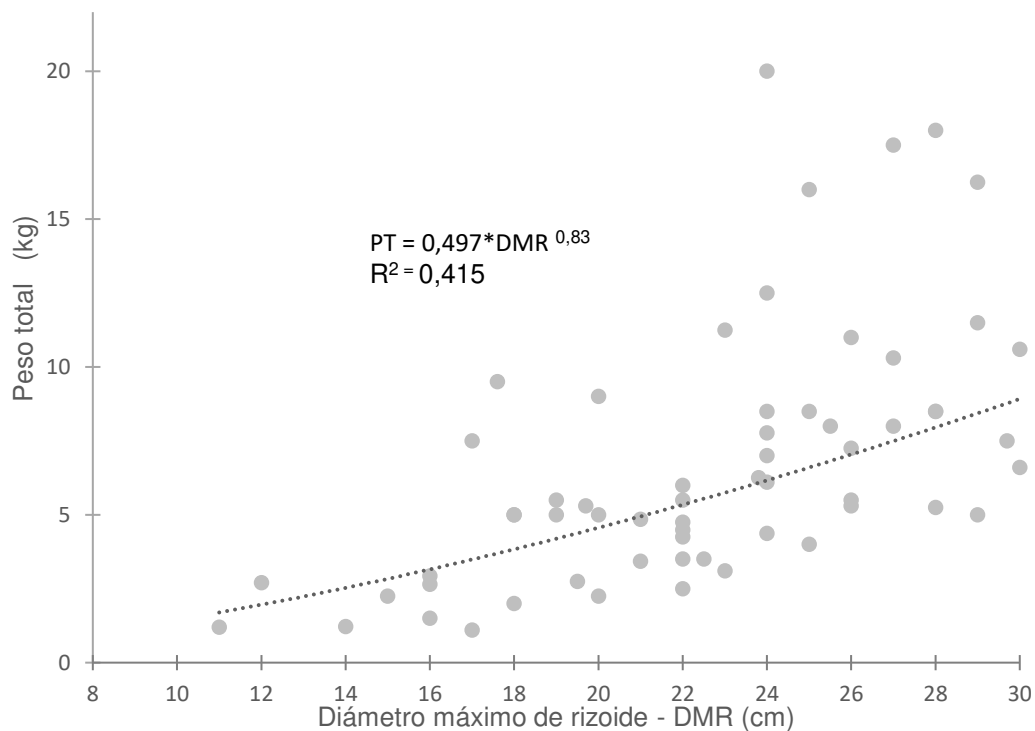


Figura 15. Curvas de potencia para predecir el peso húmedo (PT) a partir del diámetro máximo de rizoide (DMR) como variable independiente. Esporofitos adultos de *L. trabeculata* sobrevivientes a El Niño 97-98, Punta Coles, Ilo.

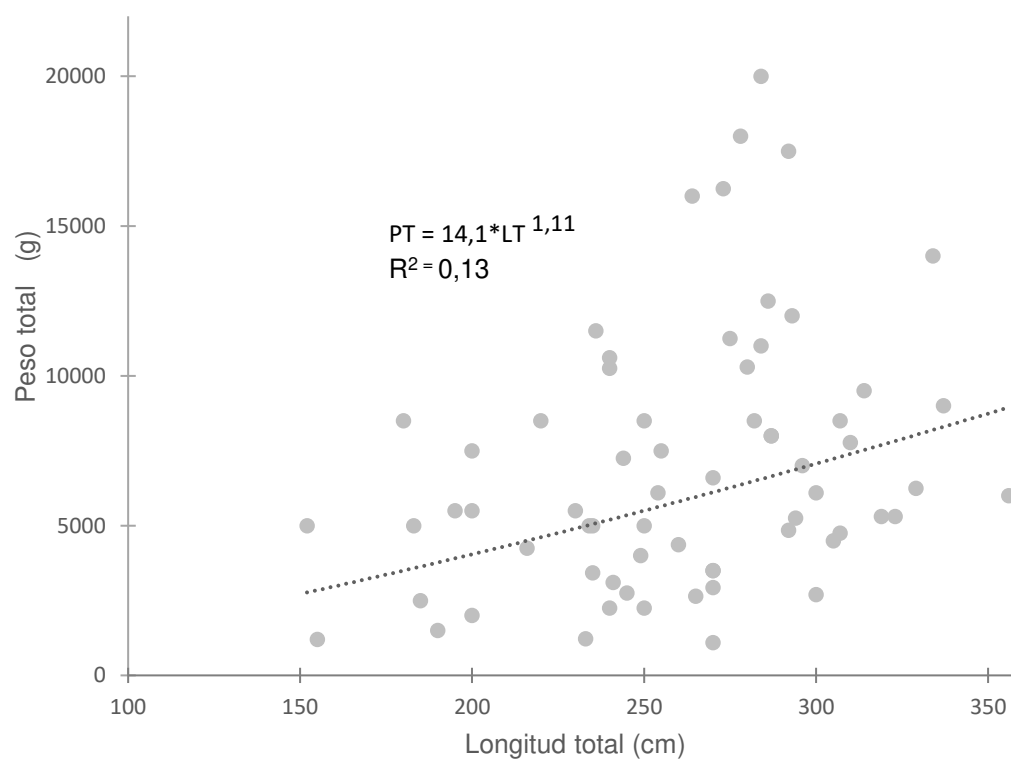


Figura 16. Curvas de potencia para predecir el peso húmedo (PT) a partir de la longitud total como variable independiente. Esporofitos adultos de *L. trabeculata* sobrevivientes a El Niño 97-98, Punta Coles, Ilo.

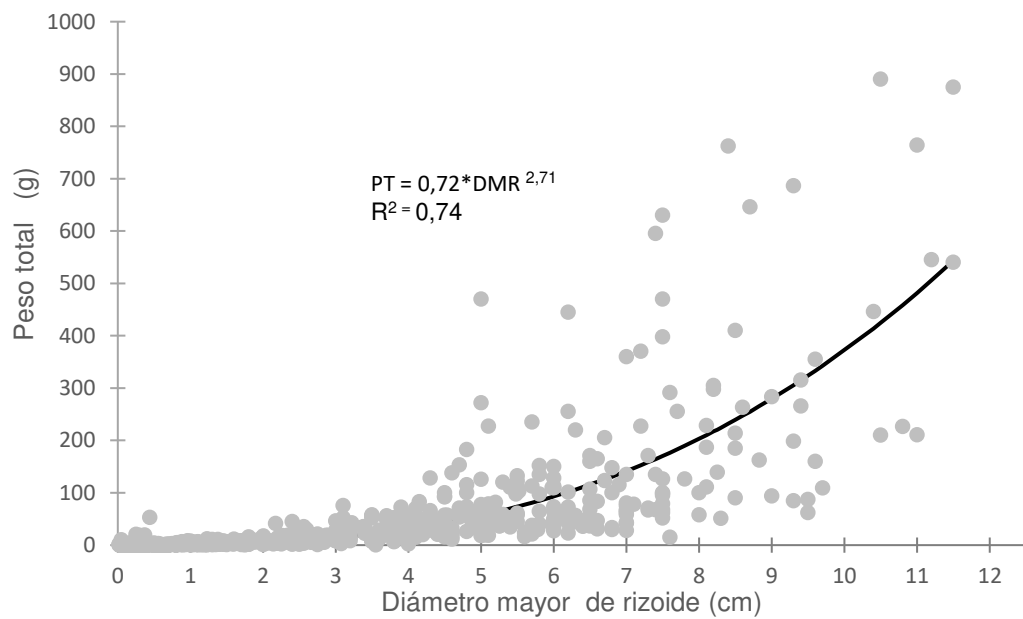


Figura 17. Curvas de potencia para predecir el peso húmedo total a partir de la longitud del DMR como variable independiente. Juveniles de *L. trabeculata*, Punta Coles, Ilo.

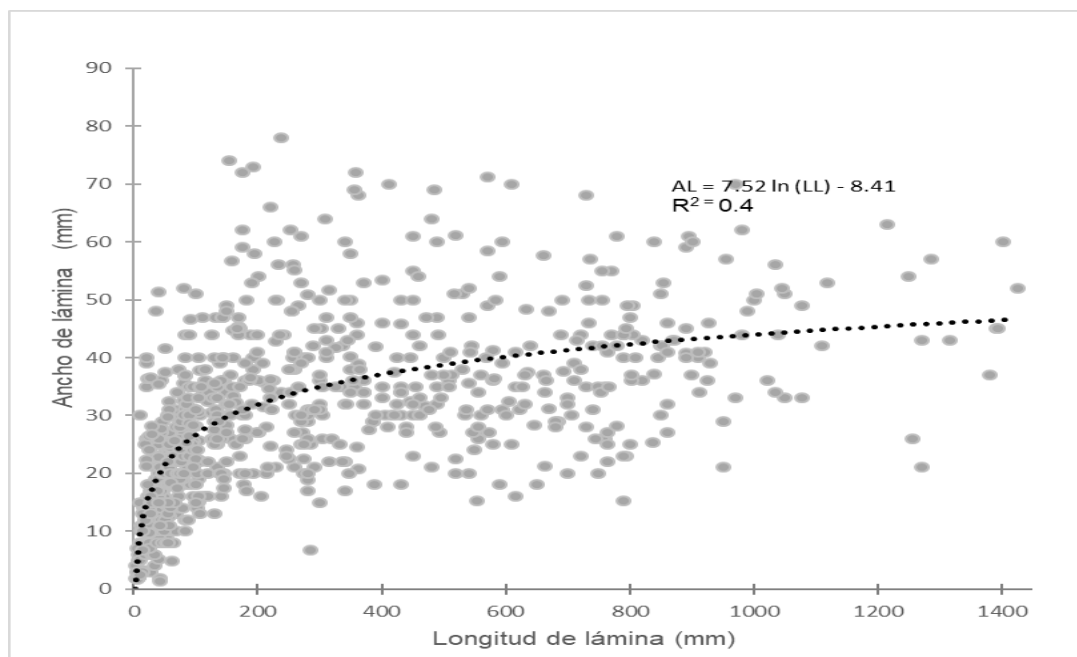


Figura 18. Curva logarítmica para predecir el ancho de la lámina a partir de su longitud como variable independiente. Juveniles de *L. trabeculata*, Punta Coles Ilo. 12-14 m de profundidad.

5.4. Cambios en la densidad de plantas juveniles de cohorte 1998

Las plantas de la generación 1998 se asentaron a inicio de la primavera con densidades promedio que bordearon las 260 plantas x 625 cm², para progresivamente ir disminuyendo hasta el verano 1999, cuando las densidades promedio no sobrepasaron las 46 plantas x 625 cm². A partir de aquí, las densidades se hicieron constantes y fluctuaron alrededor 2 a 3 plantas x 625 cm², hasta llegar a un valor mínimo de 1,3 plantas x 625 cm² en el mes de agosto de 2000.

Al finalizar el estudio, en los meses de enero y febrero, se verificó un nuevo reclutamiento en la misma área que no resultó exitoso debido al pastoreo y la canopia de las “hermanas mayores”, lo que redujo el suministro de luz. La disminución en densidades fue significativa y se establecieron 3 grupos diferenciados entre 1998 y 1999 (fig. 19, tabla 5).

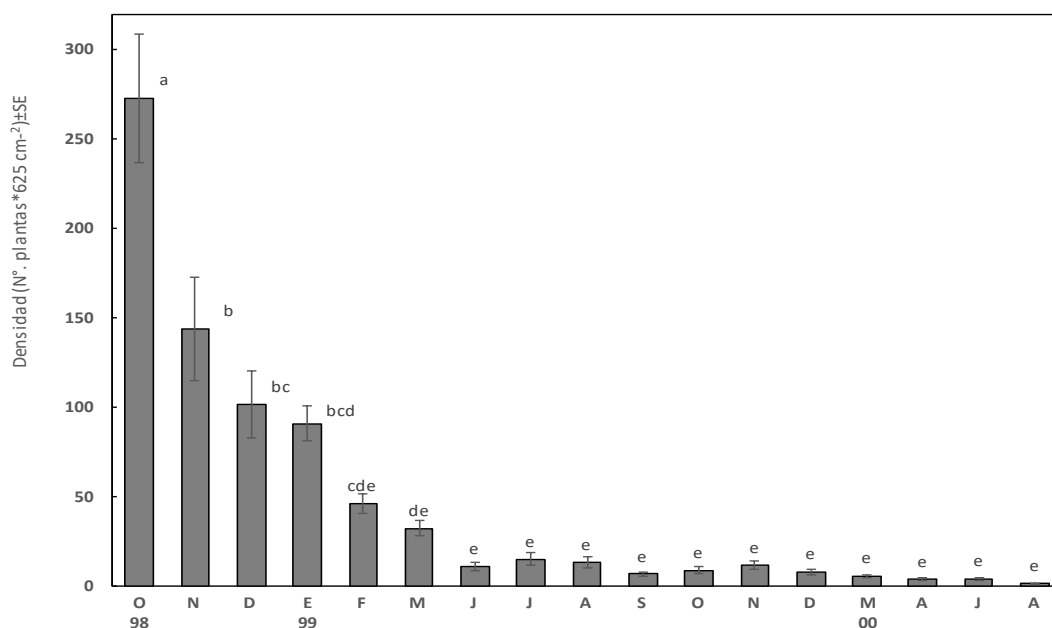


Figura 19. Cambios en la densidad de plantas juveniles asentadas a partir del invierno de 1998 en Punta Coles, Ilo. (Octubre de 1998 a diciembre de 2000).

Tabla 5. Análisis de varianza (Anova de una vía) usando los meses como factor para evaluar la hipótesis de que los cambios en la densidad de plantas juveniles de *L. trabeculata* se deben a la presión de herbivoría y la competencia por sustrato.

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad
Entre grupos	241677,3333	15	16111,82222	32,11259	4,7562E-15
Dentro de los grupos	16055,33333	32	501,7291667		
Total	257732,6667	47			

5.5. Reclutamiento y crecimiento

En setiembre de 1998, se observaron plantas recién asentadas (reclutas) de un alga parda laminar, con tamaños que variaron entre 2 y 12 mm de longitud. Estos reclutas se encontraban formando tapices muy densos sobre el fondo rocoso y alcanzaron densidades de 256 individuos.625 cm⁻². La forma laminar, así como las características del incipiente rizoide con el que se fijaban al sustrato, sugerían las primeras fases de esporofitos de *Lessonia*. El análisis de DNA posterior confirmó que se trataba de *L. trabeculata* (Villouta y Santelices, 1986).

El reclutamiento de la especie fue intenso durante los meses de octubre a noviembre del mismo año, y se extendió por el submareal, desde las zonas más profundas (aproximadamente, 12-14 m de profundidad) hasta las más someras (de 3 a 6 m de profundidad). Algunos reclutas de *L. trabeculata* con aproximadamente un mes de edad (con una dicotomía, más de 2 cm de estípite efectivo y aproximadamente 18 cm de longitud total) se instalaron en zonas menos profundas (5 a 7 m de profundidad) sobre *Austramegabalanus psittacus* “pícoloro”.

Los pulsos más importantes de reclutamiento tuvieron lugar en el invierno de 1998, antes de iniciarse el estudio, y en la primavera de ese mismo año. Los pulsos de reclutamiento en los años siguientes (1999 y 2000) no resultaron exitosos en las zonas con cobertura de *Lessonia* previamente asentada en Punta Coles. El reclutamiento se mantuvo hasta el fin del periodo de estudio sobre esta cohorte (enero del 2000), lo cual se verificó en las placas experimentales

colocadas a 14 m de profundidad, en las cuales se observó una densidad de 15 a 17 plantas.450 cm⁻². La cobertura de *L. trabeculata* fue del 5%, mucho menor en comparación con la fijación de las Rodophyta *Pterisiphonia* sp. (hasta un 40% de cobertura) y *Rhodymenia* sp. (15%). En este mes, ante la falta de sustrato rocoso, ocupado previamente por otras plantas, el reclutamiento se redujo a los pocos ambientes aún disponibles en filos y salientes rocosos donde no hubo presencia de otros congéneres. La competencia intraespecífica por espacio y el fuerte pastoreo fueron los principales factores en su distribución.

En las áreas someras y protegidas al norte de Punta Coles (Peña Blanca, Puerto Inglés, Puerto Ilo) los pulsos de reclutamiento de los años 1999 y 2000 fueron decisivos para la gradual recuperación de las praderas, aprovechando el franco retorno a condiciones normales, como se observó durante la evaluación poblacional del recurso.

5.6. Análisis de los patrones de crecimiento vegetativo en las cohortes 1998. El seguimiento de plantas marcadas

Como se mencionó previamente, en el estudio de crecimiento se marcaron dos grupos de plantas juveniles: a) aquellas que se encontraron ya asentadas en Punta Coles, en septiembre-octubre de 1998, y probablemente asentadas en el otoño-invierno de ese mismo año, y b) las algas recién asentadas en la primavera de 1998, algunas de las cuales solo median pocos milímetros de longitud total cuando fueron observadas por primera vez. La actividad de marcado en este segundo grupo requirió de una espera de 4 meses hasta que lograsen un tamaño adecuado para ser marcadas con las placas de acrílico. Ambos grupos fueron seguidos en el tiempo con mayor o menor éxito, debido a las condiciones del mar; sin embargo, lo relativamente escaso del tiempo requerido para tomar los datos dificultó obtener datos de todas las plantas por mes.

La tasa de crecimiento promedio del DMR (mm/día⁻¹) para la cohorte de otoño-invierno mostró pulsos de crecimiento con una periodicidad cercana al mes. Los valores fluctuaron entre -0,3 y 1,02 mm/día⁻¹. La amplitud de cada uno de estos pulsos tuvo un rango de -0,14 a 0,6 mm/día⁻¹ (fig. 20). Por el contrario,

esta fluctuación mensual no fue tan clara en la tasa de crecimiento de la longitud total (LT), donde se observó un periodo de crecimiento en primavera-verano y un periodo de letargo con casi nulo crecimiento en otoño-invierno (fig. 21).

En las plantas de la cohorte de primavera de 1998 se observaron nuevamente estos ciclos mensuales de variación en la longitud total, la cual pasó de 0,3 a 1,02 cm . día⁻¹ (fig. 22). Los picos de crecimiento negativo se produjeron en marzo, mayo, setiembre y diciembre.

La tasa de crecimiento vegetativo para el diámetro máximo de rizoide varió entre -0,25 y 0,68 mm.día⁻¹. Los pulsos de crecimiento se produjeron en marzo, junio y octubre de 1999 (fig. 23).

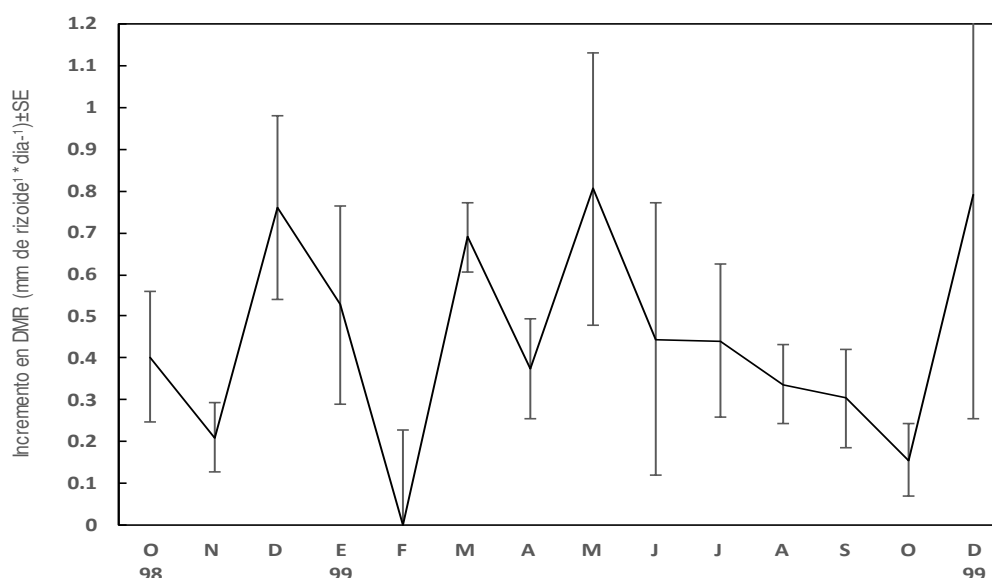


Figura 20. Tasa de crecimiento diario en el diámetro máximo de rizoide (DMR) en *L. trabeculata*. Plantas (marcadas con etiquetas de acrílico) asentadas en el primer trimestre de 1998 (primer pulso de reclutamiento otoño-invierno). Punta Coles, Ilo.

Las plantas de la generación de 1998 crecieron uniformemente en longitud y volumen durante los primeros meses del año, mientras que en los últimos tres meses del año la tendencia fue hacia el incremento en el número de hojas. Esto indicó que las plantas jóvenes dedicaron buena parte de su metabolismo a la regeneración de tejido en las partes basales, lo que les permitió afianzarse en el sustrato.

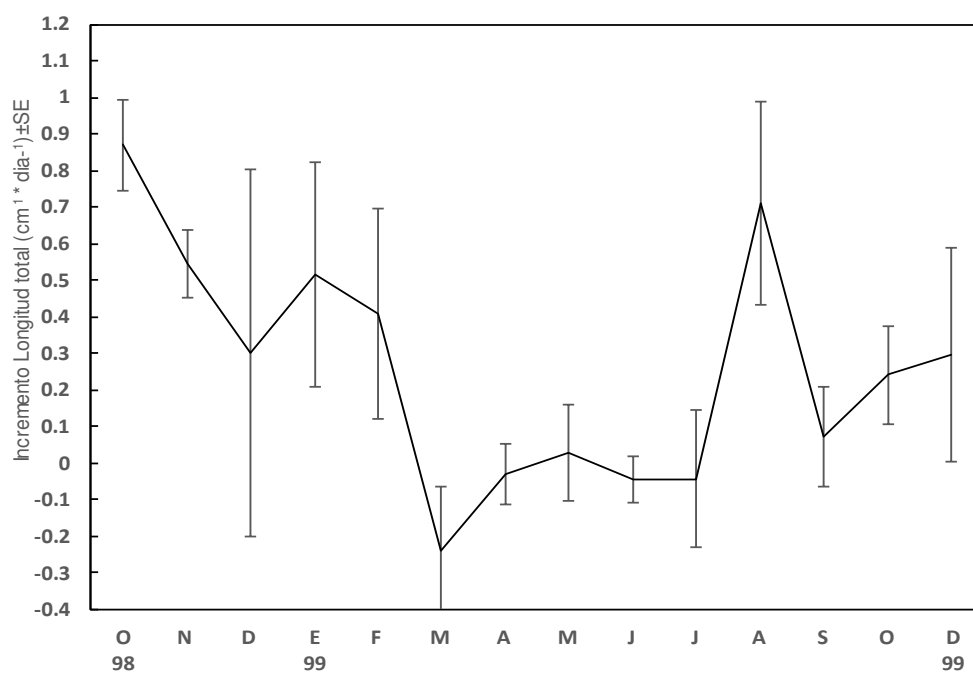


Figura 21. Tasa de crecimiento diario en longitud total en plantas juveniles (marcadas) de *L. trabeculata*, asentadas en el primer trimestre de 1998 (primer pulso de reclutamiento). Muestreo no destructivo. Punta Coles, Ilo.

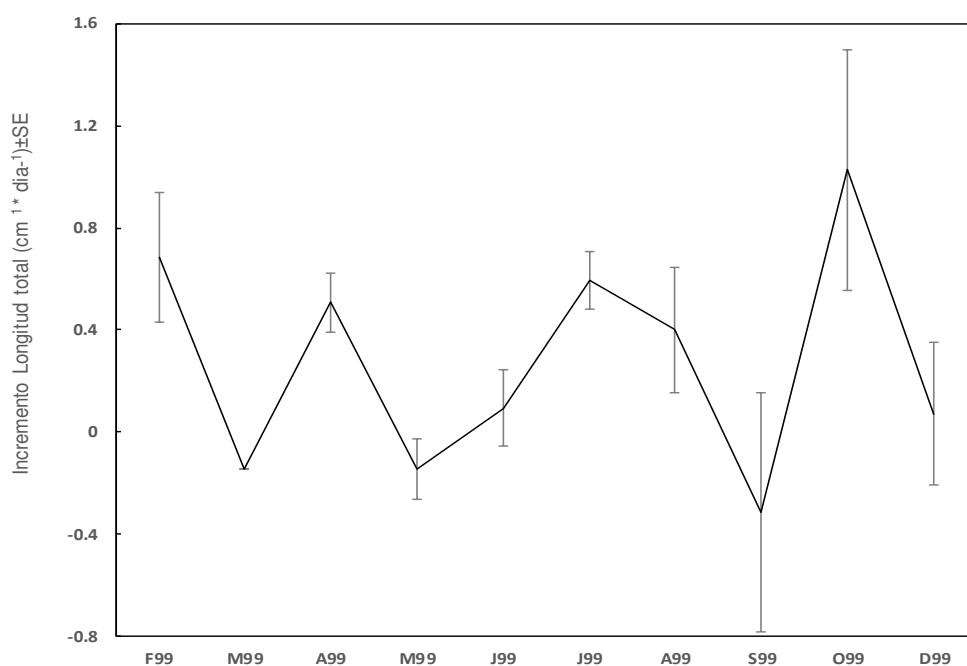


Figura 22. Cambios en la tasa de crecimiento diario en longitud total de esporofitos juveniles de *L. trabeculata*. Plantas (marcadas con etiquetas de acrílico) asentadas en el tercer trimestre de 1998 (segundo pulso de reclutamiento otoño-invierno). Punta Coles, Ilo.

5.7. Crecimiento de las nuevas reclutas de 1998

Al corroborar los valores hallados en las tasas de crecimiento de la cohorte 1998-II, las reclutas de la primavera de 1998 iniciaron un crecimiento continuo durante el año siguiente a su arribo al área, orientado a la generación de biomasa y elongación de las principales estructuras vegetativas: frondas, cauloides y rizoides. Esto se evidenció en el incremento constante en la longitud total (LT), el diámetro máximo de rizoide (DMR) y número de frondas (figs. 24, 25 y 26). En la fig. 27 se ilustran el tamaño y la forma de los nuevos esporofitos de *L. trabeculata*, así como el estado de la pradera durante la ejecución del estudio.

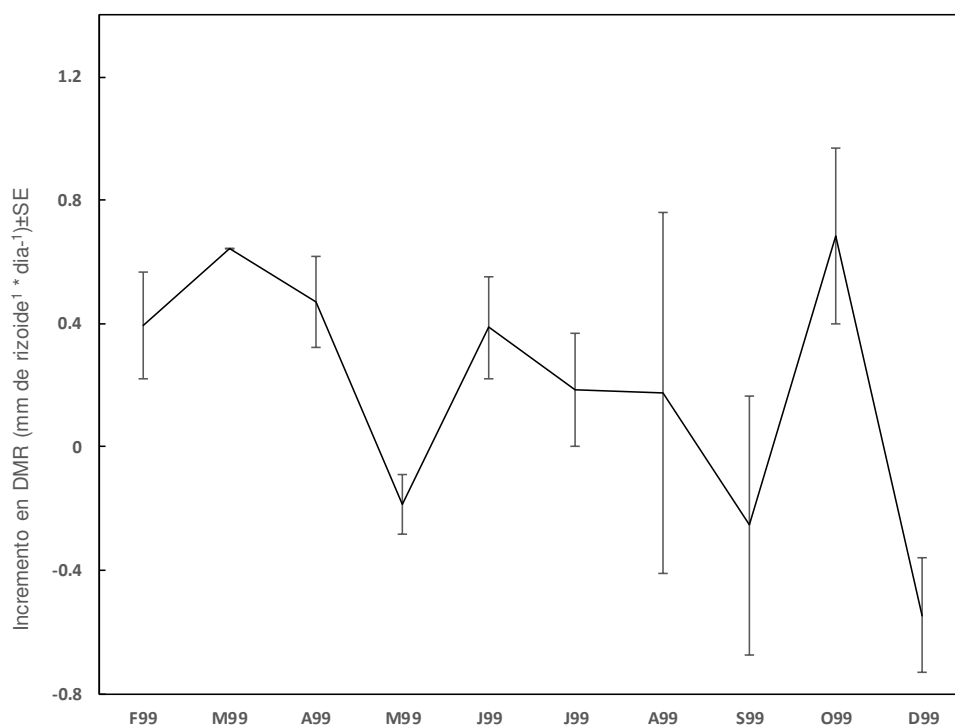


Figura 23. Variación en la tasa de crecimiento diario en el diámetro máximo de rizoide (DMR) de plantas juveniles de *L. trabeculata* (pulso de reclutamiento de primavera) asentadas en el tercer trimestre de 1998. Punta Coles, llo. 12-14 m de profundidad. Plantas marcadas con etiquetas de acrílico.

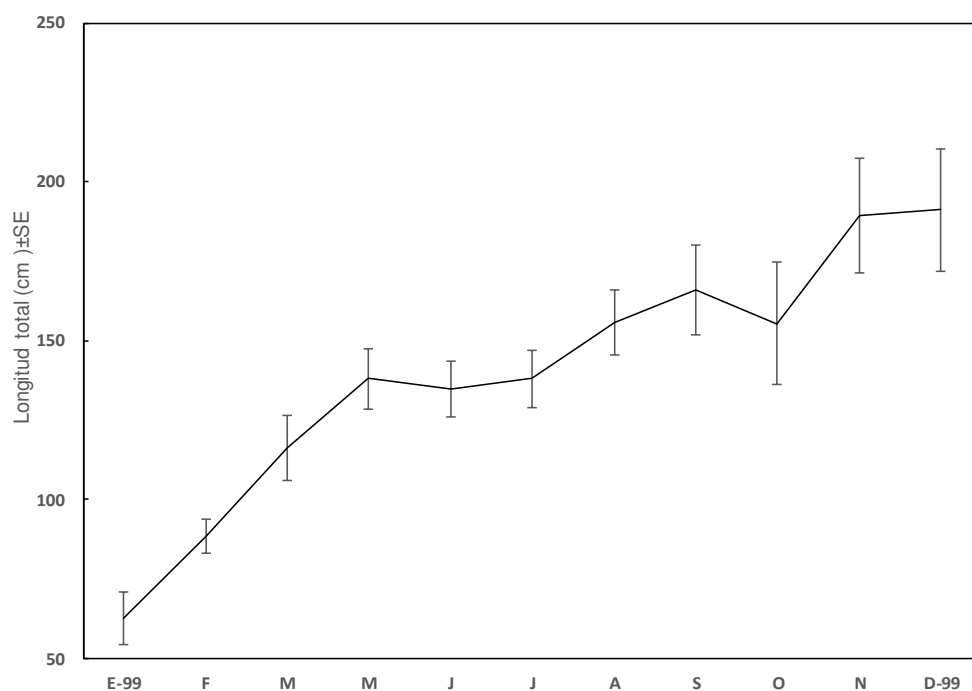


Figura 24. Evolución de la longitud total en los nuevos reclutas de la primavera de 1998 (segundo pulso de reclutamiento) *L. trabeculata*, tercer trimestre de 1998. Plantas marcadas con etiquetas de acrílico. Punta Coles, Ilo.

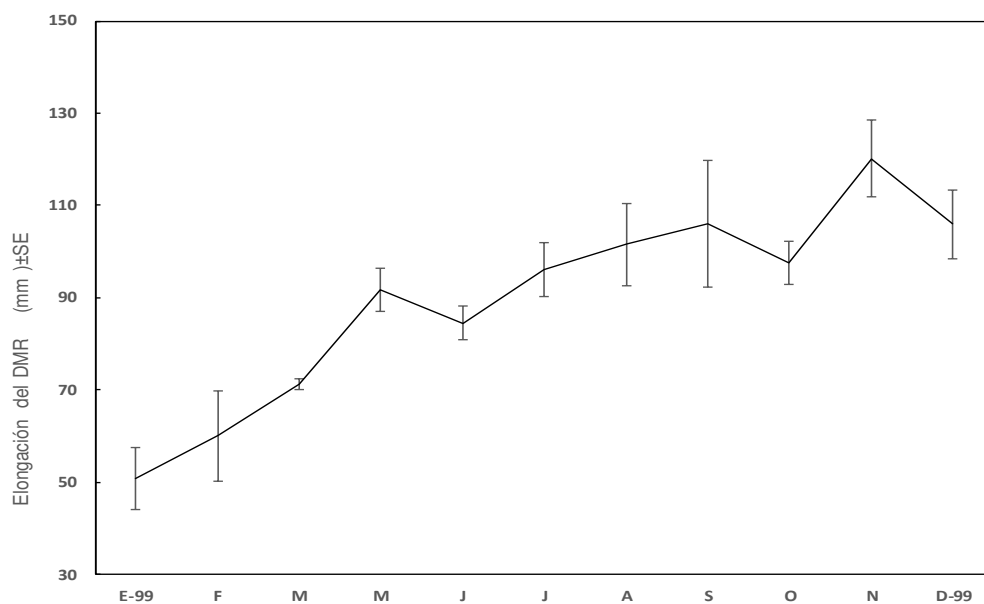


Figura 25. Evolución del DMR en los nuevos reclutas de la primavera de 1998 (segundo pico de reclutamiento) *L. trabeculata*, tercer trimestre de 1998. Plantas marcadas con etiquetas de acrílico. Punta Coles, Ilo.

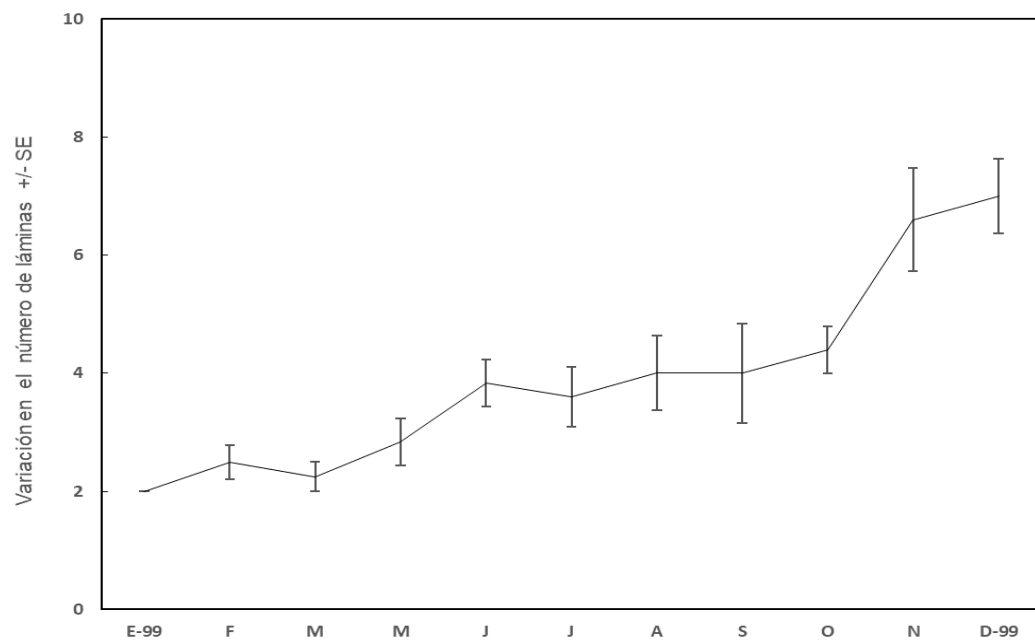


Figura 26. Variación temporal en el número de láminas o filoides de nuevos reclutas de la primavera de 1998 (segundo pico de reclutamiento) *L. trabeculata*, tercer trimestre de 1998. Punta Coles, Ilo.

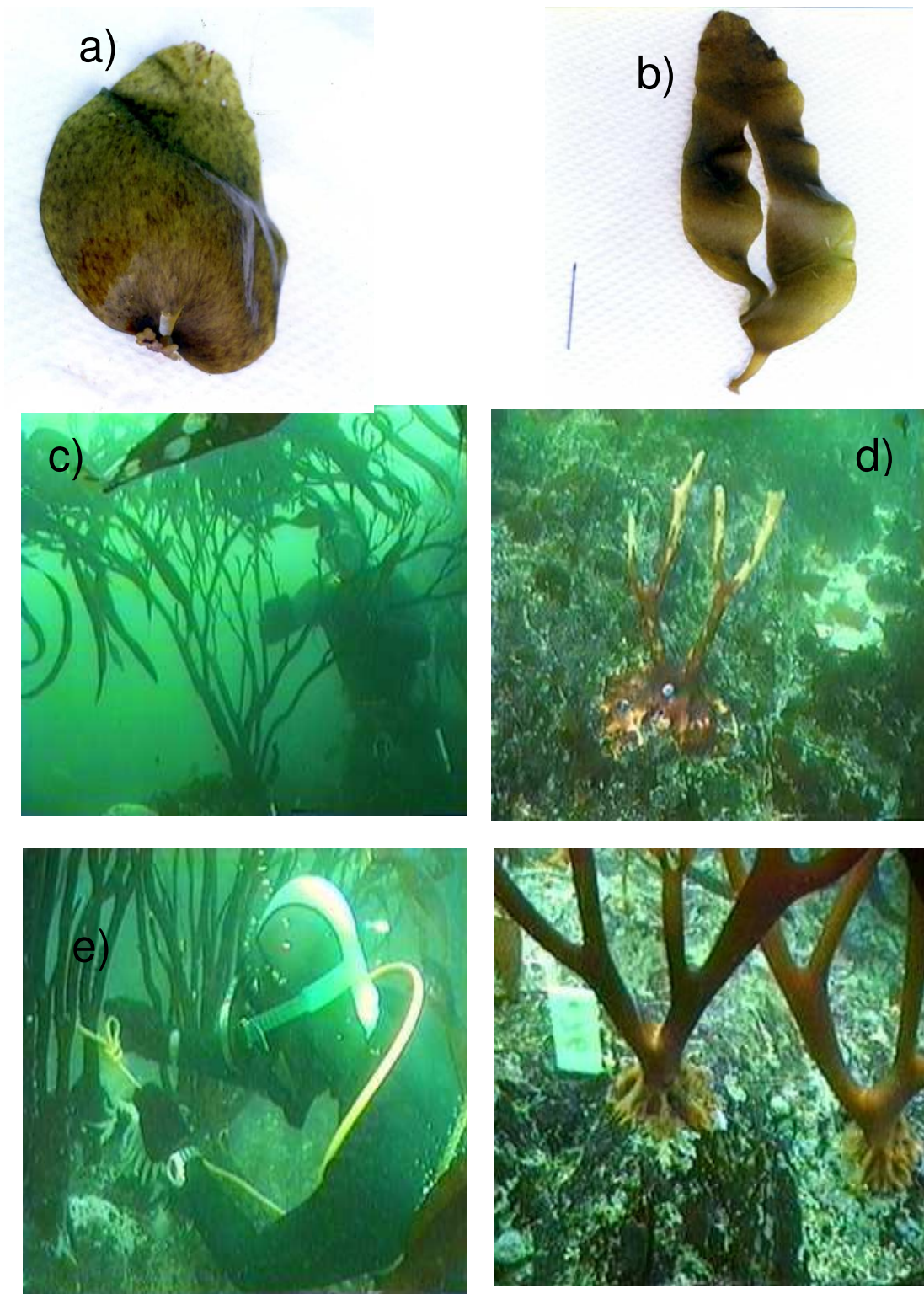


Figura 27. Registro *in situ* de parámetros morfométricos en *Lessonia trabeculata*. a) y b) nuevos reclutas en la primavera de 1998; c) contando las dicotomías d) detalle de las condiciones de un espécimen durante el evento EN 97-98, e) atando el inicio del transecto durante la evaluación poblacional y f) detalle de las marcas de acrílico sujetas al rizoides para el seguimiento de las plantas juveniles.

5.8. Fertilidad

La fertilidad de las plantas adultas varió entre un 11% y un 66%. La fertilidad permaneció, por lo general, por encima del 20% destacando los valores de fertilidad en primavera, que bordearon el 70% de láminas con presencia de estructuras reproductivas (fig. 28).

Las nuevas reclutas no presentaron actividad reproductiva sino hasta inicios del año 2000, con una muy baja frecuencia de láminas fértiles que bordeó el 5% y se incrementó hacia fines del invierno hasta un 14% (fig. 29).

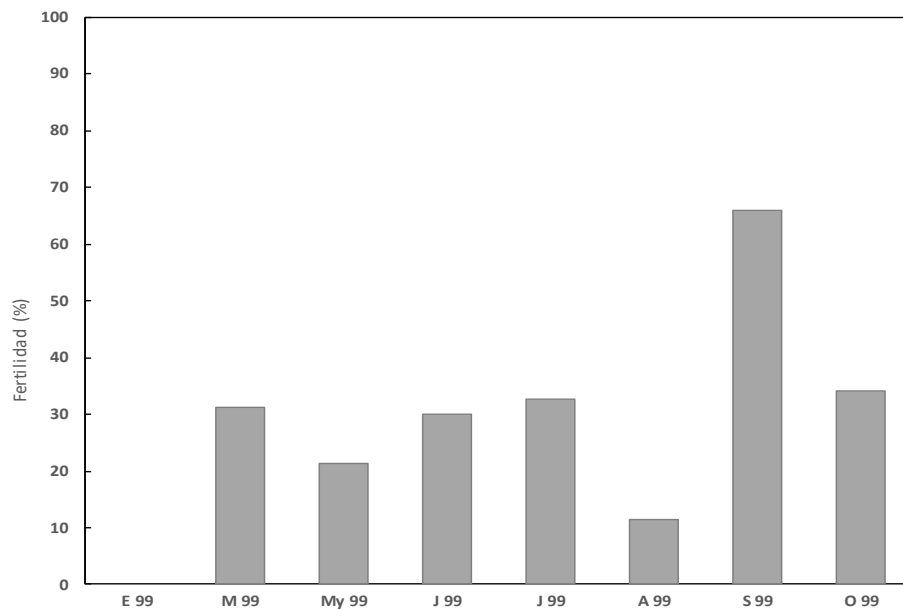


Figura 28. Variación estacional de la fertilidad en plantas adultas de *L. trabeculata*. Punta Coles, Ilo, enero a octubre de 1999.

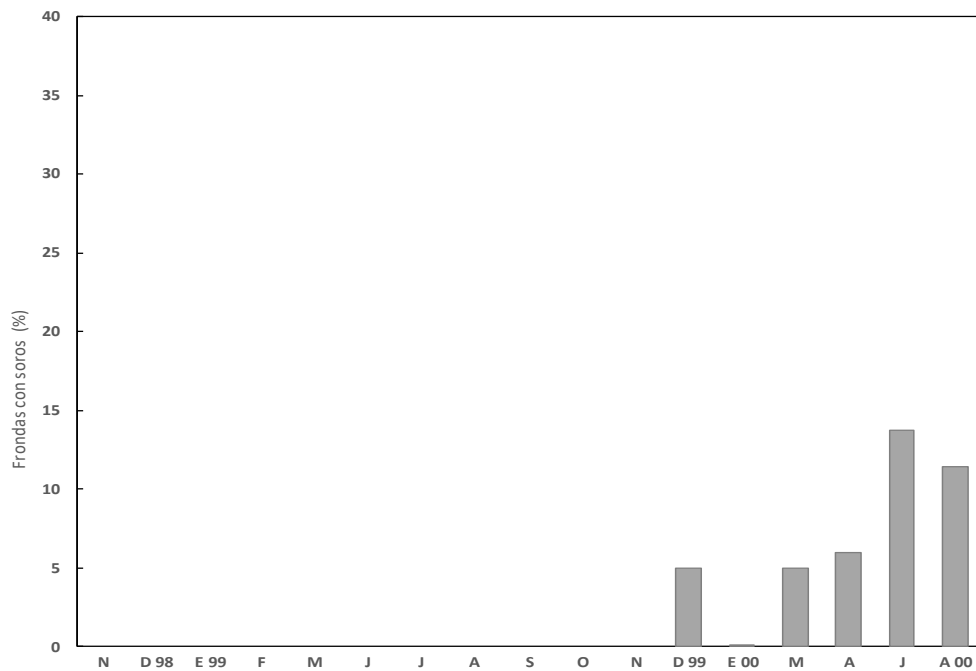


Figura 29. Variación estacional de la fertilidad (presencia de estructuras reproductivas) en plantas juveniles o nuevas reclutas de *L. trabeculata*, cohorte 1998. Punta Coles, Ilo, noviembre de 1998 a agosto del 2000.

5.9. Pastoreo o herbivoría

El porcentaje promedio de ramoneo o herbivoría en las plantas adultas sobrevivientes al evento EN 97-98 varió significativamente entre un 12% y un 76% con los mayores valores en el mes de setiembre. La presión de pastoreo fue permanente, con una tendencia a incrementarse hacia la primavera (fig. 30).

En las plantas juveniles recién reclutadas, el patrón de pastoreo varió entre un 9% y un 90%, con los mayores valores en los meses de primavera y verano (tabla 6, fig. 31).

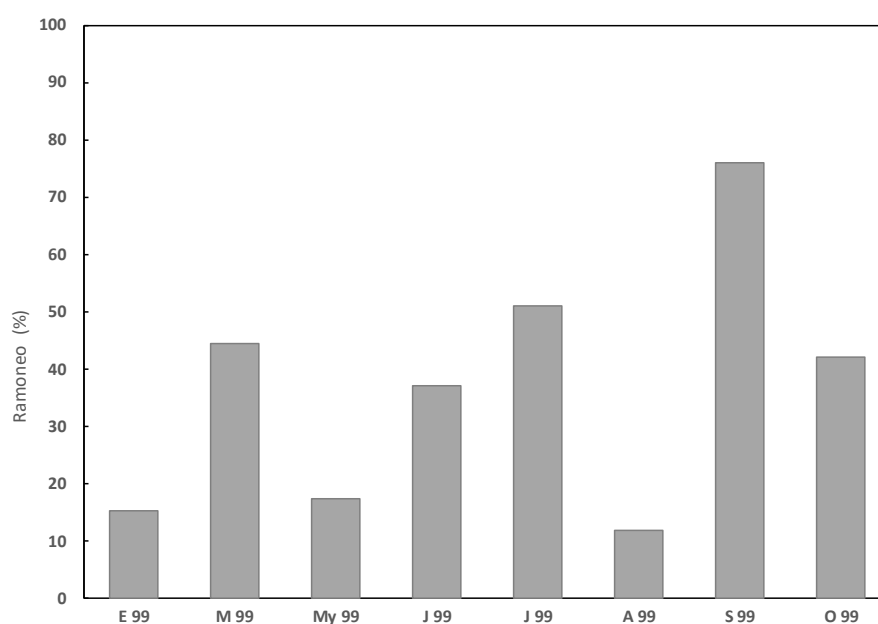


Figura 30. Variación estacional del pastoreo o herbivoría en plantas adultas de *L. trabeculata*. Punta Coles, Ilo, enero a octubre de 1999.

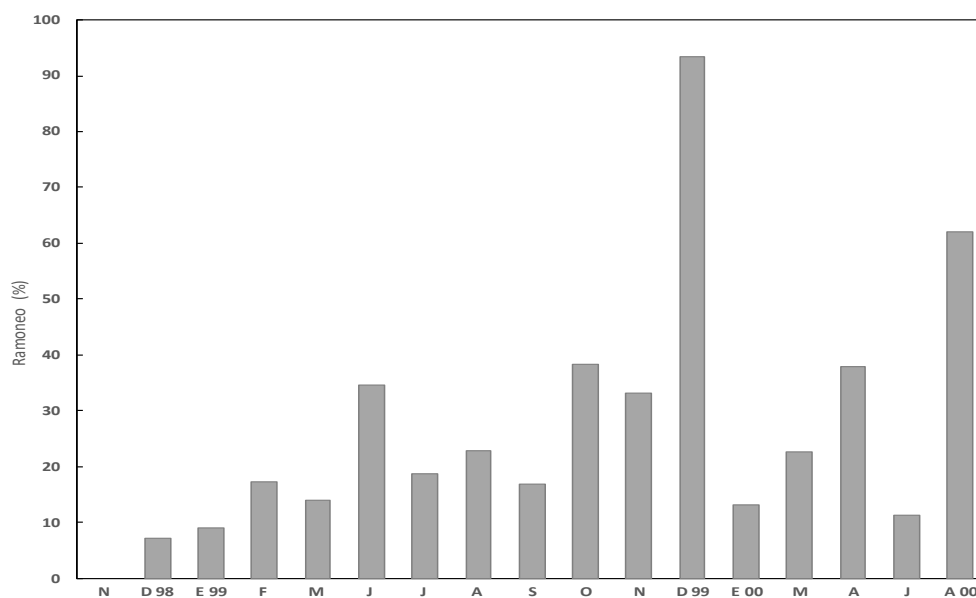


Figura 31. Variación estacional del pastoreo o herbivoría en plantas juveniles o nuevos reclutas de *L. trabeculata*, cohorte 1998. Punta Coles, Ilo, noviembre de 1998 a agosto del 2000.

Tabla 6. Análisis de varianza de Kruskal-Wallis usando los meses como factor para evaluar diferencias significativas en los parámetros herbivoría y fertilidad de plantas juveniles de *L. trabeculata*, reclutadas durante 1998.

Factor	G.L	H de Kruskal-Wallis	Sig. Asintotica
Herbivoría			
N 681			
Mes	16 681	370,0657891	0,000
Fertilidad			
N 792			
Mes	15 792	181,8979945	0,000

5.10. Abundancia poblacional, biomasa y concentración de *Lessonia trabeculata*

La superficie estimada para cada estrato, la distribución espacial por estratos y los puntos de evaluación establecidos durante el primer semestre del 2000 se detallan en la tabla 6 y se muestran en las figs. 32 y 33. La superficie de cada estrato fue obtenida luego de las evaluaciones in “situ” en función de la cobertura de sustrato rocoso disponible.

La mayor concentración del recurso se halló frente al muelle Southern (SPCC), con valores máximos de 93.4 plantas/10 m⁻², asociados a poblaciones juveniles de plantas asentadas durante la temporada de La Niña 1999-2000 (figs. 34 y 35). La isodensa de 30 plantas/10 m⁻² siempre estuvo cercana a la línea de orilla y se relacionó con una fuerte pendiente batimétrica.

La zona de mayor densidad coincidió con un hábitat típicamente rocoso (más del 80% de sustrato) y protegido. Más del 75% de la población correspondió al grupo de 0 a 2 años, y predominaron los reclutas nacidos en 1998. Esta área fue la que mayor impacto sufrió por causa de El Niño; en consecuencia, casi toda la población fue juvenil con poca biomasa (peso promedio alrededor de 120-150 g, mientras que un ejemplar adulto puede alcanzar fácilmente los 14 kg).

En el área expuesta de Punta Coles, donde se realizó el seguimiento de adultas y reclutas, los valores de densidad variaron entre 1,54 y 4,6 plantas x m⁻². Los valores más altos se produjeron por la presencia de plantas juveniles ya consolidados en el área.

En la evaluación de la biomasa húmeda, se obtuvo una biomasa promedio estratificada de 1 585,66 t que produjo una biomasa total de a 3 539,06 t con límites de confianza de +/- 55,6%, equivalentes a 5 507,9 y 1 570,2 toneladas (tabla 7). La mayor biomasa promedio por estrato se obtuvo en el estrato de profundidad intermedio (10 a 15 m) con 28.67 kg x 10 m⁻² que correspondieron a un valor de 2785, 16 t * km⁻².

Tabla 7. Valores de biomasa húmeda de *Lessonia trabeculata* en el área de estudio.

Estrato de profundidad (m)	Superficie SIG (km ²)	Sustrato rocoso disponible (%)	Superficie (km ²)	Biomasa promedio por estrato (kg x 10 m ⁻²)	Biomasa media estratificada (t*km ⁻²)	Varianza de la biomasa media estratificada	Biomasa total en el área (t)	Límites de confianza	Rango
0-10	2,859	80	2,29	2,62					5 507,9
10-15	1,388	70	0,97	28,67	1 532,06	256 194.1	3 539,0	+/- 55,6%	
15-20	1,7082	50	0,85	1,80					1 570,2

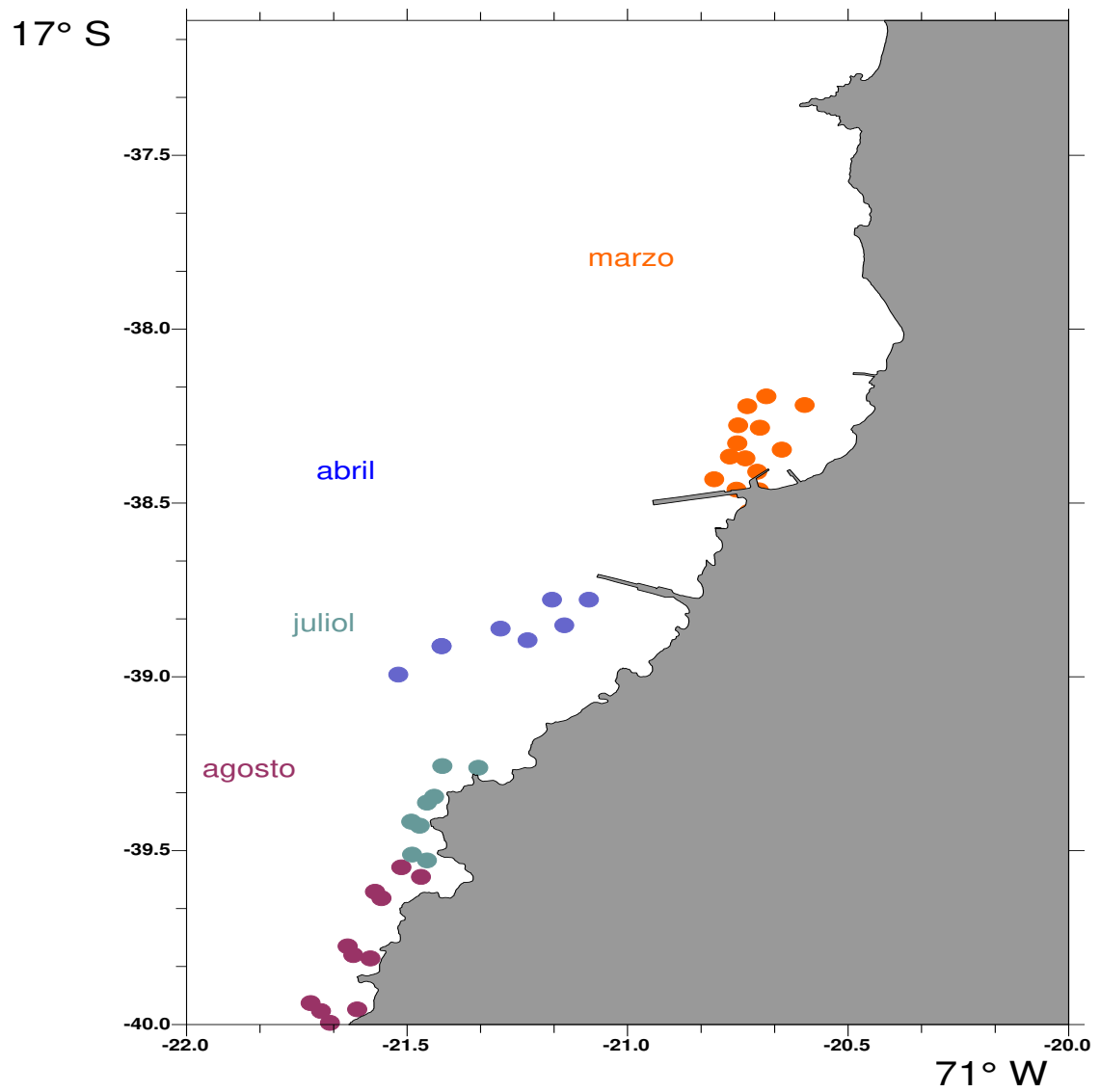


Figura 32. Ubicación de las estaciones de evaluación poblacional (densidad y biomasa) de *L. trabeculata* en Ilo.

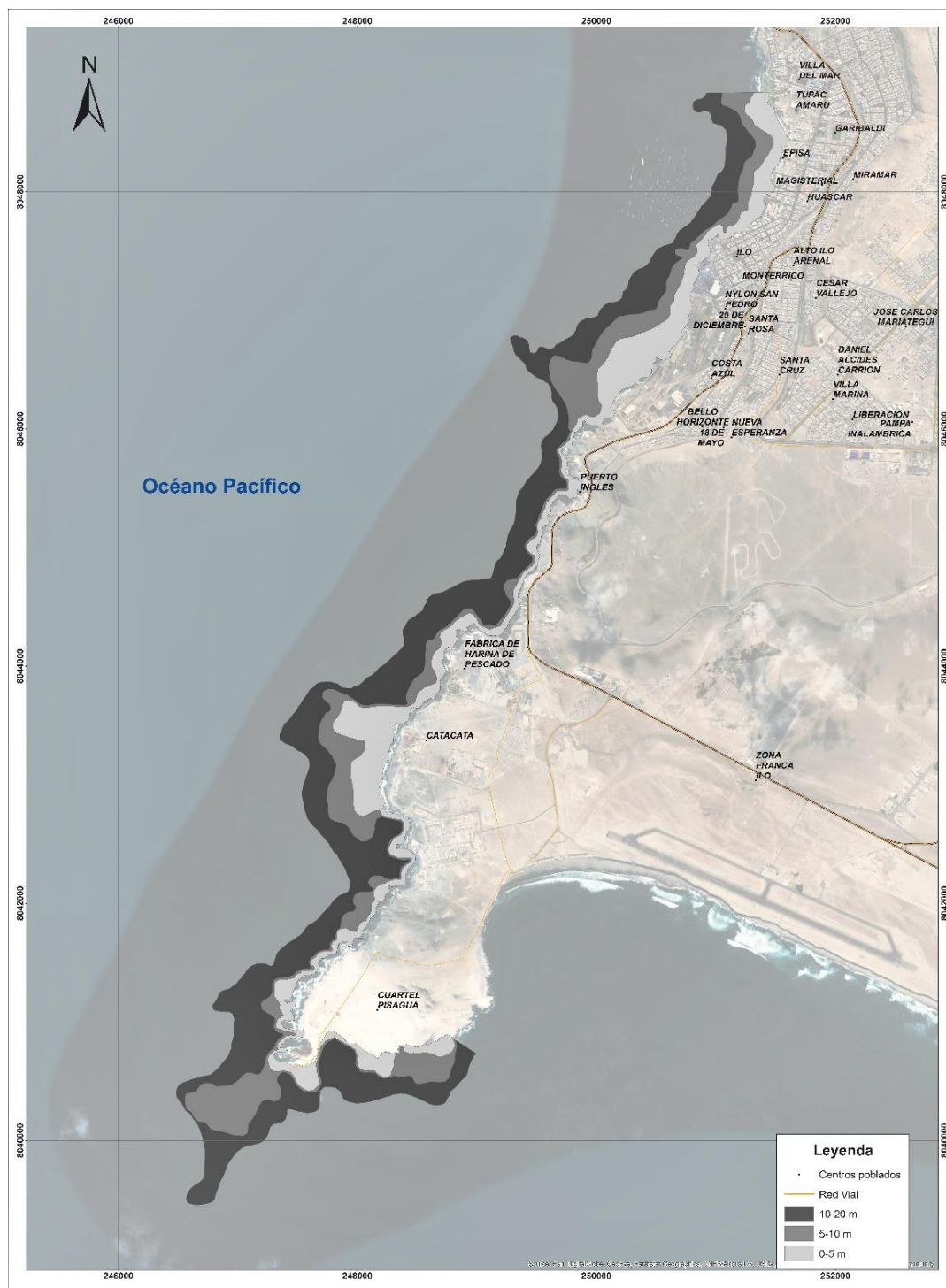


Figura 33. Detalles de los estratos de profundidad para la evaluación de *L. trabeculata*, diciembre de 1999 a julio del 2000.

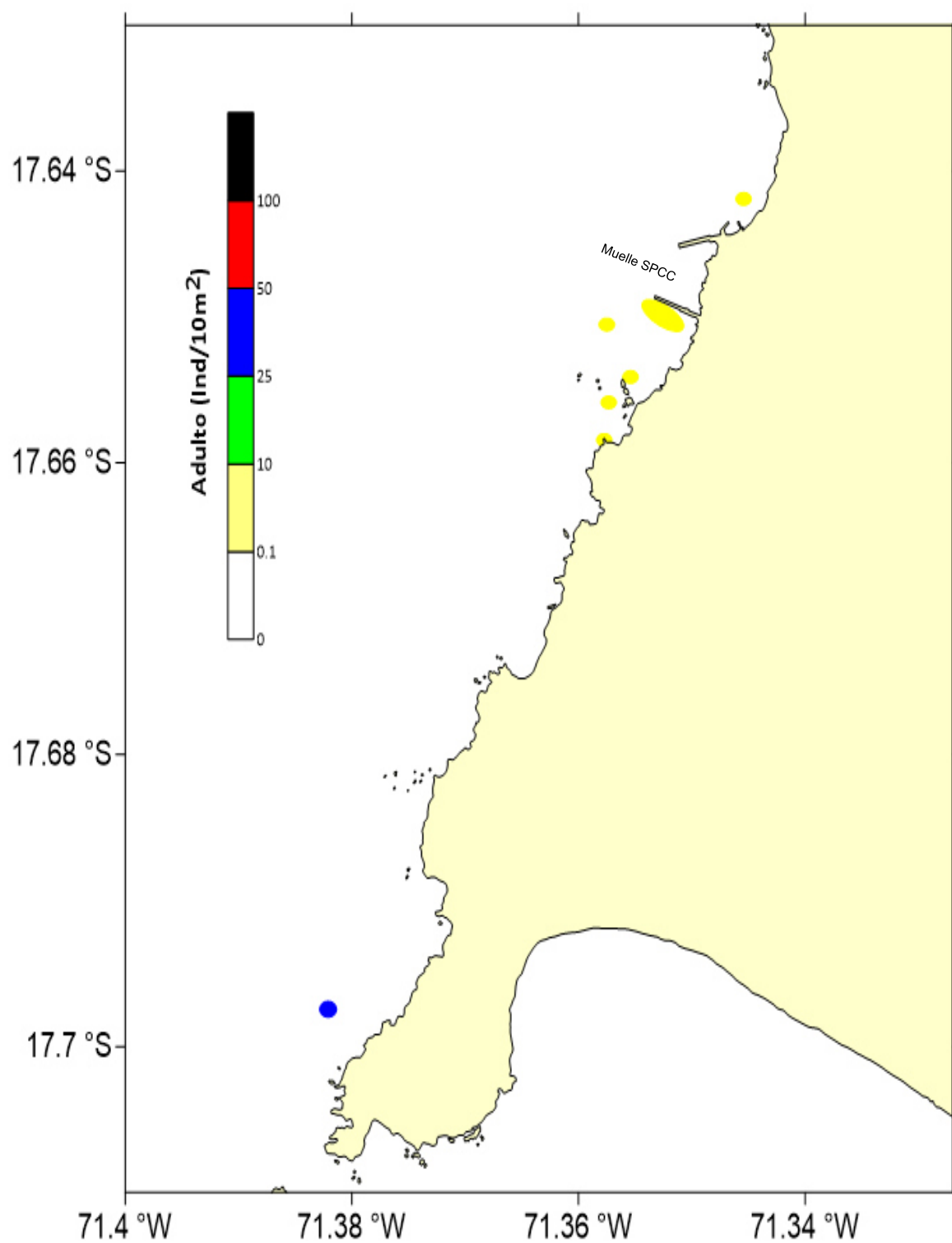


Figura 34. Distribución de algas adultas de *L. trabeculata* en el litoral de Ilo.

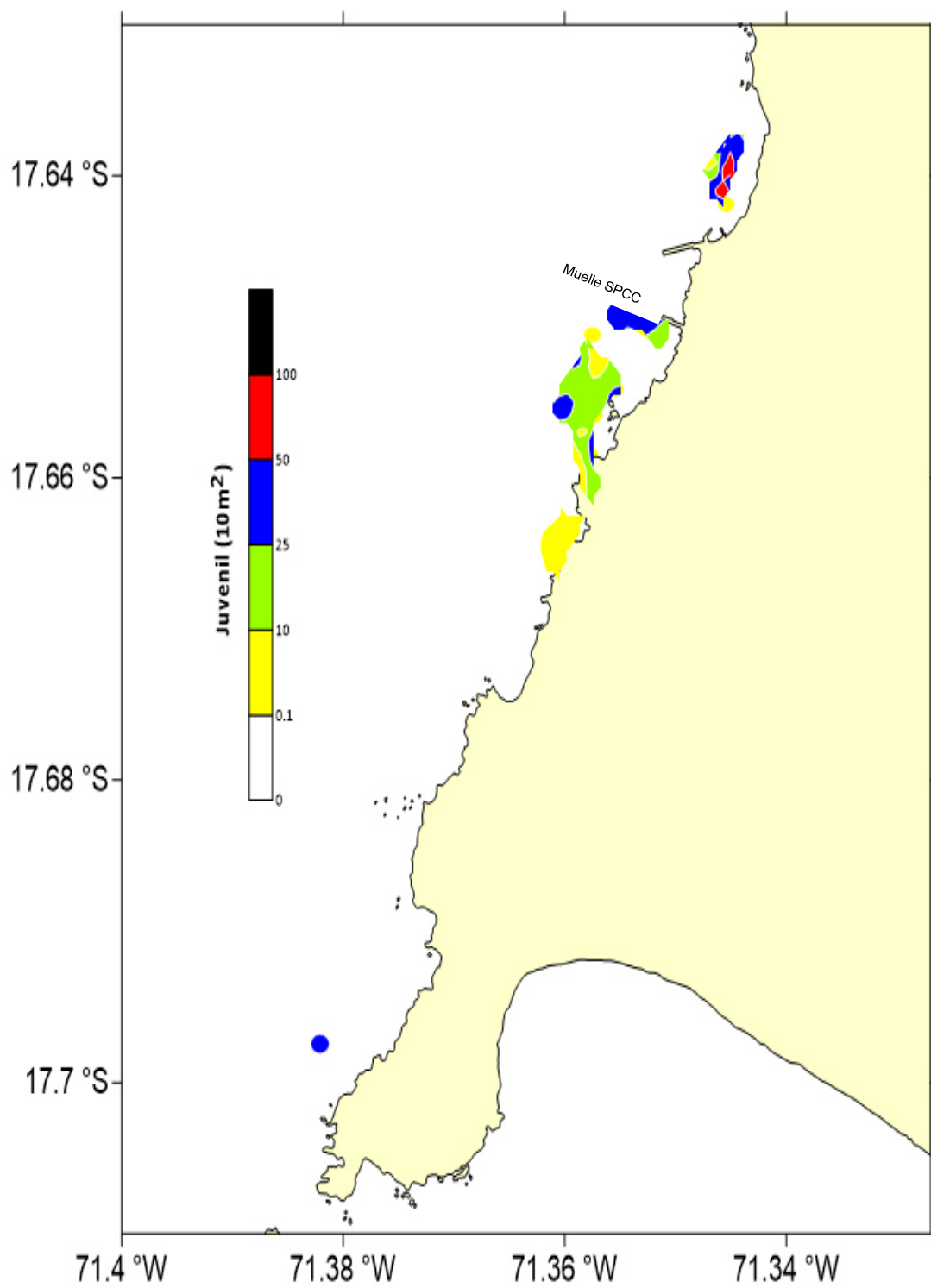


Figura 35. Distribución de algas juveniles (reclutamiento 1998) de *L. trabeculata* en el litoral de Ilo.

VI. DISCUSIÓN

6.1. La “recuperación” de las praderas de *Lessonia trabeculata* en Ilo

El Niño 97-98 fue catalogado como un evento extraordinario, que superó en algunos aspectos a El Niño 82-83, conocido hasta ese momento como el más intenso del siglo XX. A diferencia de eventos previos, el EN 97-98 estuvo acompañado de un gran esfuerzo de la comunidad científica para su pronóstico y entendimiento, especialmente por parte de los países ubicados en el Pacífico este, y alcanzó una amplia difusión en los medios, mayor a la de cualquier evento climático previo. Asimismo, permitió a los científicos predecir exitosamente las condiciones climáticas del invierno siguiente con seis meses de anticipación (Changnon, 2000).

6.1.1. Escenario ambiental

El evento El Niño se manifestó entre abril de 1997 y marzo de 1998, según lo reportado por el Climatic Diagnostic Center de la NOAA, en dos pulsos, el primero en el otoño-invierno de 1997 y el segundo, el más intenso, en el verano de 1998.

En el verano de 1997 se produjo el avance de aguas oceánicas subtropicales frente a las zonas costeras del Perú que incrementaron la temperatura del mar en 2 °C e ingresaron de sur a norte. A principios del otoño de 1997, masas de aguas ecuatoriales superficiales, con bajas salinidades, altas temperaturas y pobreza general de nutrientes arribaron hasta la costa central del Perú (Morón, 1998). Prontamente, en el Callao y Pucusana empezaron a detectarse especies indicadoras de esta agua ecuatorial (Hooker, 1998).

Las anomalías en la temperatura superficial del mar (TSM) alcanzaron, en noviembre de 1997, valores máximos de hasta 7.1 °C frente a Paita. Del mismo modo, en el Callao, en diciembre de 1997, se registraron anomalías máximas puntuales que alcanzaron los 7 °C durante cortos intervalos de tiempo, reconocidas como las anomalías en la TSM más altas de EN 97-98; llegando incluso a alcanzar los 33,9 cm, datos solo comparables al periodo de El Niño extraordinario 1982-1983 (Capel, 1998).

En Ilo (Moquegua), la presencia de aguas subtropicales subsuperficiales fue corroborada por especies típicas de aguas oceánicas como *Ceratium tripos*, *C. candelabrum*, *Pyrocystis lunula* y *Dinophysis caudata* (Quiroz *et al.*, 1999). Cerca de la costa, la respuesta del fitoplancton fue una notable disminución de la abundancia de diatomeas (Gómez, 2001). Respecto de la pesquería pelágica en la zona, los cardúmenes de peces se profundizaron a más de 100 m, como respuesta a la tropicalización del entorno.

El evento El Niño 1997-1998 afectó drásticamente a las praderas de algas pardas submareales (Fernández *et al.*, 1999; Lleellish *et al.*, 2001). En la costa central (Pucusana), la incursión de aguas ecuatoriales superficiales (AES) condujo a la extrema mortalidad de *M. pyrifera* y, prácticamente, la desaparición local de esta especie con cambios drásticos en flora y fauna asociada. Una nueva fauna tropical se hizo presente con ramoneadores y pacedores agresivos que dieron cuenta de los pocos esporofitos que aún quedaban (Lleellish *et al.*, 2001) y, posiblemente, de los gametofitos que aguardaban en estado de latencia mejores condiciones ambientales.

En Ilo, la presencia de eventos El Niño, por lo general, está relacionada con una incursión de aguas subtropicales superficiales (ASS). Las AES, por lo general, no son detectadas, ya que las mezclas de dos masas de aguas concurrentes, ASST y aguas costeras frías (ACF) las enmascaran con sus valores de salinidad y temperatura.

El evento El Niño 1997-1998, considerado de fuerte magnitud, afectó a las comunidades submareales de *kelp* durante su segundo “pico”, en el verano de 1998, como lo demostró la presencia de especies indicadoras de AES, entre ellas el “pez diente de sable” (*Plagiotremus azaleus*) y el “pez mariposa” (*Chaetodon humeralis*) (Hooker, 1998). Fue este pulso, el que ocasionó la mortandad del 60% de las poblaciones.

No obstante, como se desprende de este estudio, los mecanismos de recuperación funcionaron adecuadamente a través de “islas refugio” a cierta profundidad, con inusual reclutamiento, rápido crecimiento y afianzamiento sobre

todo en el primer año, luego de producido el evento El Niño 1997-1998; con capacidad de producir nuevas poblaciones en menos de 20 meses, aunque sin llegar a la madurez plena.

La fauna se vio impactada, mostrando un predominio temporal de peces gregarios e invertebrados principalmente herbívoros que perdieron hábitat estructural y alimento. En el paisaje, siempre permanecieron latentes las mismas especies, aunque deprimidas por las condiciones ambientales. Posteriormente, la mayoría de las poblaciones se recuperaron conjuntamente con las praderas de *Lessonia*.

6.1.2. Las sobrevivientes de El Niño: las plantas “adultas” de *Lessonia trabeculata*

Las plantas adultas ubicadas a 14 m de profundidad que sobrevivieron al Niño 1997-1998, en Punta Coles, se encontraron aparentemente en buenas condiciones, mostrando un aceptable número de frondas y dicotomías. Una situación distinta se observó 8 km al norte de Punta Coles, frente al islote Tres Hermanas, y en Punta Blanca (al norte del puerto de Ilo). En dichas áreas, las algas habían prácticamente desaparecido y las pocas que persistieron se encontraban profundamente afectadas, algunas sin frondas y sometidas una presión por herbivoría que afectaba al estípite.

Al respecto, Fernández *et al.* (1999) describen el proceso mediante el cual los esporofitos adultos de *Lessonia trabeculata* sufren el impacto debido a la tropicalización del ambiente, empezando por un debilitamiento general, “blanqueamiento” y posterior desprendimiento de frondas y estípites, así como desprendimiento del meristoderma.

La figura 36 esquematiza los principales factores involucrados en la dinámica vegetativa de plantas adultas de *L. trabeculata*. Desde la primavera de 1998 hasta la primavera de 1999, se verificó un incremento de la fertilidad y un aumento en el número de hojas por fisión; sin embargo, de manera contraria a lo esperado, la longitud máxima disminuyó debido, principalmente, al incremento del pastoreo y la ruptura mecánica de láminas.

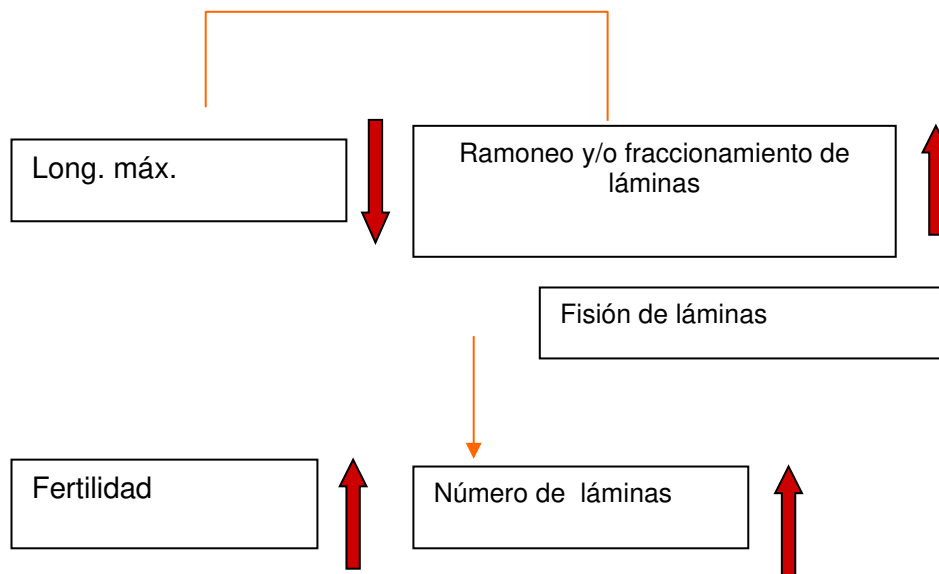


Figura 36. Principales factores y procesos que intervienen en la dinámica de ejemplares adultos de *Lessonia trabeculata*.

6.1.3. Densidad en adultas y juveniles de *L. trabeculata*

La densidad de las plantas adultas observada en las áreas disjuntas ubicadas en zonas relativamente profundas en Punta Coles (3,5 plantas x 10 m²) fue mínima comparada con la registrada en 1989 por Benavente *et al.* (1994). Dicho estudio registró las abundancias más altas para la especie en comparación con otras localidades del sur y centro del Perú (Imarpe, 2012) e, incluso, de áreas similares en Chile, tomando como ejemplo lo reportado en Concepción por Pizarro (1981), que registró valores de biomasa promedio de 15-70 kg x m⁻² y densidad de 4 plantas x m⁻².

Resultan interesantes las precisiones que realiza Fernández *et al.*, (1999), sobre la variación en densidades de *L. trabeculata* a diferentes profundidades en la zona sur de la Isla La Vieja, en Bahía Independencia (Paracas) previa a la total desaparición de la pradera a consecuencia de El Niño 1997-1998. Particularmente, la zona más profunda a 15 m, puede ser tomada como referencia para compararla con la pradera de algas adultas sobrevivientes en Ilo.

En primera instancia, los patrones de densidad de algas adultas de *L. trabeculata* decrecieron de menor a mayor profundidad lo cual concuerda con estudios similares realizados en Chile (Vásquez, 1989; Camus y Ojeda 1992; Vásquez, 1992; Vásquez y Buschmann, 1997; Vasquez *et al.*, 2001) y Perú (Fernández *et al.*, 1999; Imarpe, 2012; Imarpe, 2008). A 15 metros de profundidad, Fernández *et al.*, (1999) encuentra en setiembre de 1997, valores iniciales de densidad, tres a cuatro veces menores a las registradas en las áreas menos profundas (7 a 8 ind. $\times 10 \text{ m}^{-2}$, en comparación con los casi 30 ind. $\times 10 \text{ m}^{-2}$ a 0 m de profundidad) y con coberturas menores al 10% versus la cobertura total (100%) entre 3 y 5 m de profundidad, para la cual, según cita el autor, prácticamente “... se debía apartar las frondas con las manos para poder llegar al fondo”. En noviembre de 1998, luego de producido el evento El Niño, la densidad a 15 metros de profundidad no superó los 2 ind. $\times 10 \text{ m}^{-2}$, valores similares a los hallados en Punta Coles al inicio de seguimiento de recuperación de las praderas. En los estratos de menor profundidad, no obstante, la perturbación causada por el Niño 1997-1998 fue casi completa, confirmando - al igual que lo observado en Punta Coles - que dichos estratos actuarían como zonas refugio para la especie.

A diferencia de la “desaparición” de los bosques de *kelp*, observada en nuestro país debido a El Niño 97-98 (Lleellish *et al.*, 2001; Edding *et al.*, 1994; Arntz y Farbach, 1996; Fernández *et al.*, 1999), las praderas de *L. trabeculata* en Chile no sufrieron tal mortandad masiva (Vega *et al.*, 2005; Villegas *et al.*, 2007), y mantuvieron una población permanente con una abundancia promedio anual cercana a los 3,9 esporofitos $\times 10 \text{ m}^{-2}$ (Vega *et al.*, 2005).

Pasado el evento cálido, se produjo una recuperación inusual de las abundancias de esporofitos adultos y juveniles en Chile, asociada a la ocurrencia de un periodo La Niña (Vega *et al.*, 2005).

De lo observado se puede colegir que el grado de afectación sobre *L. trabeculata*, así como los procesos de recuperación, fueron distintos en ambos países.

6.1.4. La futura pradera de *kelp*: las plantas del reclutamiento pos El Niño

En el presente estudio, se ha podido evaluar el periodo de tiempo en que se produce el colapso o desarticulación de las praderas de *Lessonia trabeculata* ante un evento El Niño de intensa magnitud. La drástica disminución en la cobertura y densidad de las praderas submareales de *L. trabeculata* en Paracas duró aproximadamente 7 meses, desde fines de la primavera de 1997 hasta su fase más crítica, en el verano de 1998 (Fernández *et al.*, 1999). Un antecedente parecido, lo constituye el bosque de *Macrocystis* en Pucusana el cual colapsó en un lapso de 5 meses. Ambos periodos fueron sumamente cortos teniendo en cuenta el tiempo necesario para que los procesos ecológicos involucrados permitan reconstituir la pradera.

Hasta la realización de las actividades del presente estudio, no se tenía claro en nuestro medio el momento en que se iniciaba la recolonización de las praderas luego de producido un evento El Niño, principalmente aspectos relacionados con primera madurez, valores iniciales de densidad y estimados de biomasa en las nuevas praderas. Sabemos ahora que se requieren casi 2 años después de producido un evento El Niño de fuerte a extraordinaria intensidad para que las nuevas plantas constituyan pequeños ensambles viables de vegetación.

El otoño del año 2000, una época bajo condiciones de normalidad, presentó las mejores condiciones para la producción de biomasa vegetal, como se evidenció en el desarrollo y consolidación, a través de los principales parámetros de crecimiento; de las dos cohortes de *Lessonia* reclutadas de 1998. Las relaciones inter e intraespecífica jugaron un rol clave en las siguientes etapas.

6.1.5. Competencia por espacio: cambios en la densidad de plantas jóvenes

Las plantas juveniles que lograron asentarse durante el año 1998 mostraron cambios drásticos en densidad; desde su reclutamiento en el área hasta el aparente equilibrio observado en la primavera del 2000, fecha de la

última evaluación del presente estudio. A medida que se desarrollaron, las pequeñas plantas condujeron al establecimiento de una incipiente “canopía” que promovió el establecimiento de microhábitats para los herbívoros, y su concentración, evitando de este modo la presencia de nuevos reclutas. En líneas generales, el reclutamiento de fines de 1999 e inicios del 2000 no resultó exitoso, debido al pastoreo y la competencia intraespecífica por espacio mencionados previamente.

6.1.6. Reclutamiento

De modo similar a otras especies de laminariales, el crecimiento y la reproducción en *L. trabeculata* pueden ocurrir durante todo el año (Tala *et al.*, 2004); no obstante, solo las esporas liberadas en determinada época del año se traducen en reclutamientos exitosos, lo que constituye una estrategia reproductiva estacional. Dicha estrategia aplicaría especialmente a los eventos El Niño y La Niña (Tala *et al.*, 2004). El intenso reclutamiento observado en condiciones pos El Niño no ha sido del todo documentado en nuestro medio, salvo el estudio de Fernández *et al.*, (1999) en Bahía Independencia. Dicho autor indica que el reclutamiento intenso tuvo lugar en la primavera de 1998, casi exclusivamente en las zonas más profundas,

Gaymer *et al.* (2010), al trabajar con organismos bentónicos submareales en la costa central y norte de Chile (Coquimbo, Caldera y Antofagasta), observaron que el reclutamiento de *L. trabeculata* ocurre durante todo el año, con pulsos definidos durante el invierno austral, con mayor vitalidad reproductiva en áreas con fuerte hidrodinámica, en contraste con aquellas plantas que se desarrollan en áreas protegidas del oleaje. Esto coincide con Vega *et al.*, (2005), quienes resaltan la tendencia estacional del reclutamiento de esta especie hacia fines del invierno (aunque con mayor abundancia en la primavera), ya que los primeros esporofitos se pueden observar hacia fines de otoño o durante la primavera. No obstante, en trabajos experimentales, se ha documentado que los pulsos estacionales de liberación de esporas pueden variar (entre otoño e invierno) incluso entre localidades vecinas separadas por 10° de latitud (Tala *et al.*, 2004). Como se ha indicado previamente, Punta Coles es una zona de alta

energía, generalmente expuesta a intenso oleaje lo cual pudo haber contribuido al intenso reclutamiento observado.

De acuerdo con los estudios realizados sobre los estadios tempranos de la especie en Chile (Tala *et al.*, 2004; Edding y Tala, 2003), es probable que los gametofitos se asentaran en el área entre 40 a 50 días antes de la aparición de los nuevos esporofitos, los cuales se hicieron visibles en setiembre de 1998. Tendríamos entonces también una generación gametofítica exitosa, principalmente en el invierno de dicho año. No se descarta, no obstante, la posible supervivencia de gametofitos a las condiciones cálidas producidas durante el EN 1997-1998, de manera similar a lo reportado en *Macrocystis pyrifera* en California (Tegner *et al.*, 1987).

6.1.7. Análisis de los patrones de crecimiento en las “cohortes” de 1998

Los pulsos mensuales en las tasas de crecimiento de las plantas juveniles marcadas podrían indicar una dependencia cíclica de nutrientes en el medio. Dichos pulsos no se observan en las plantas que han alcanzado cierta longitud y grosor de estípites, las cuales ya estarían utilizando las reservas de invierno.

Chapman y Craigie (1977), al trabajar con *Laminaria longicuris*, determinaron periodos claros de crecimiento para la especie en el invierno y otoño boreales, lo que confirma el rol principal de la disponibilidad de nitrógeno en el crecimiento de este *kelp*, luego de lo cual sigue un periodo de latencia o inactividad. Asimismo, hallaron un acentuado proceso de acumulación de nitratos en los tejidos de la planta, con casi 18 000 veces la concentración de ese nutriente con respecto al medio ambiente, lo que prepararía a la especie para el intenso crecimiento durante la temporada fría. Aunque los periodos de máximo crecimiento estacional difieren de lo encontrado en las especies de laminariales formadoras de bosques y praderas de *kelp* en Perú y Chile, la marcada estacionalidad en crecimiento, dependiente de nutrientes, es un proceso común para ambos hemisferios.

De acuerdo con dicho autor, la especie puede almacenar tanto el nitrógeno orgánico como el inorgánico para usarlo durante el crecimiento, al menos durante el verano boreal, cuando la disponibilidad de este nutriente disminuye. Asimismo, los *kelp* pueden aprovechar las reservas de carbohidratos para apalancar el crecimiento de invierno y mantenerlo en verano, a diferencia de a la productividad primaria basada en el fitoplancton.

Parada *et al.* (2009), trabajando en Baja California con *Eisenia arbórea*, encontraron valores mínimos de densidad en el otoño boreal (19,1 algas x m⁻²) y mayores valores en primavera (36,5 algas x m⁻²), asociados con el reclutamiento de juveniles, en el caso de los valores más altos; y, atribuyendo por otro lado, las bajas densidades y variaciones en la época reproductiva al efecto de El Niño 2002-2003. Documentaron, asimismo, un crecimiento estacional (relacionado a los meses de invierno) en el perímetro de estípites.

Tala *et al.* (2005), evaluaron el crecimiento meristemático y la pérdida de tejido en frondas de *L. trabeculata* en Tongoy, Chile (30°, 15' S), encontrando una marcada variación estacional en los patrones de crecimiento, con mayores tasas para la primavera austral y mínimos valores en el otoño e invierno, coincidiendo con los resultados encontrados en el presente estudio. Destaca, asimismo, el balance entre el crecimiento de las frondas y la pérdida de tejido distal de las mismas, debido al fraccionamiento mecánico y el ramoneo. Otro resultado relevante de dicho estudio, se refiere a la renovación de las frondas que sobrepasa la pérdida de tejido durante el verano y primavera; mientras que, por otro lado, no logra compensar la pérdida de biomasa durante el invierno y otoño.

6.1.8. La devastación de las praderas: los estimados de biomasa y densidad poblacional

Datos disponibles de cosecha en pie de *Lessonia nigrescens* entre Arica y el río Loa han sido estimados en alrededor de 13 000 t (Gonzales, 1977), mientras que Santelices y Lopehandia (1981) estiman que la cosecha en pie de *Lessonia nigrescens* en el norte de Chile, de Arica a Caldera (28° S), podría alcanzar las 96 000 t.

Respecto de valores de biomasa promedio para *L. trabeculata*, se han documentado en Chile valores entre 15-70 kg x m⁻² para Concepción (Pizarro, 1981) y Los Molles 10,3 kg x m⁻² (32°15' S) (Villouta y Santelices, 1984); 3,1 kg x m⁻² (I Región); 3,6 kg x m⁻² (II Región), 3.5 kg x m⁻² (III Región), 10,5 kg x m⁻² (IV Región), respectivamente (IFOP, 2002). Dichos valores corresponden a áreas con plena explotación del recurso.

Tabla 8. Valores de densidad y biomasa estimados para *Lessonia* en diferentes localidades del Perú.

Localidad	Especie	Densidad (Ind./m ²)	Biomasa media (kg/m ²)	CPUE	Biomasa total (t)	Fuente
Pto. Viejo-Quebrada Honda. Caravelí, Arequipa	<i>Lessonia</i> spp.	6,8	38,9			Produce, 2009
Pta Clahuani-Catarindo. Islay-Caravelí, Arequipa		2,1	-	2,8 -3,9 t/viaje/día		Imarpe, 2009
Yerbabuena-Pocoma. Moquegua	<i>Lessonia nigrescens</i>	13,6	31,4			Imarpe, 2014
Yerbabuena-Pocoma. Moquegua	<i>Lessonia nigrescens</i>	8,2	17		1 046	Imarpe, 2019
Ilo, Boca de Río-Cuartel. Moquegua	<i>Lessonia trabeculata</i>	3	7,6		27 353,0	Imarpe, 2019
Punta Coles. Moquegua	<i>Lessonia trabeculata</i>	3,2	8,6		13 306,0	Imarpe, 2019
Ilo. Moquegua	<i>Lessonia trabeculata</i>		136-172			Benavente <i>et al.</i> 1994

Fuentes: Produce (2009), Imarpe (2009, 2014, 2019)

En nuestro medio, el Imarpe ha realizado evaluaciones en diferentes localidades reportando los mayores valores de biomasa en las regiones Arequipa y Moquegua (Tabla 08). En el área objeto de estudio, Benavente *et al.* (1994), usando la metodología de *square scanning* registraron valores máximos de biomasa de 172 kg x m⁻² a lo largo de 12 km del subamareal costero de Ilo. Las evaluaciones realizadas por dichos autores entre los años 1991 y 1992, en 3 estratos de profundidad definidos entre los 0 y 20 m (una aproximación metodológica empleada también en el presente estudio), evidenciaron mayores

biomasas asociadas con áreas someras, principalmente en la cota de 7 m y en zonas protegidas.

El valor encontrado de 1,37 kg x m⁻² y 4031,9 t de biomasa húmeda total promedio reportado en el presente estudio, bordearía el 1% de la biomasa promedio encontrada por Benavente *et al.* (1994) y el 30% de la biomasa total, para la misma zona, según los estimados de Imarpe. Ambos valores indican el profundo impacto del evento El Niño en la biomasa vegetal de los bosques. No obstante, se debe precisar que los valores alcanzados por Benavente *et al.* (1994), corresponden a una etapa sin explotación del recurso.

6.1.9. Fertilidad

El porcentaje de fertilidad en las plantas “adultas” sobrevivientes a El Niño, por lo general mayor al 50%, refleja una repuesta de la especie a las condiciones extremas presentadas durante EN, lo cual coincide con lo encontrado por Vega *et al.* (2005) en Mejillones. El área reproductiva sobre la lámina también puede incrementarse en los meses de otoño, preparándose para el incremento en biomasa de las estructuras reproductivas y también para la tasa de liberación de esporas durante la primavera (Tala *et al.*, 2004). No obstante, los autores encontraron diferencias estacionales para las respuestas en las características reproductivas que dependen de las localidades de origen de las muestras.

A pesar de la poca información existente sobre el tiempo de maduración y fertilidad de la especie, el tiempo de aparición de características reproductivas para una pequeña fracción de los reclutas de 1998 (meses, respectivamente) indicaría un proceso de maduración relativamente lento. En poblaciones naturales y en periodo normales la tasa de reclutamiento de esporofitos pasa desapercibida merced a la ocupación del sustrato, el escaso porcentaje de radiación lumínica que llega al sustrato y la herbivoría. Vega *et al.* (2005) refieren un cierto declive en la fertilidad de la población de mejillones para el periodo 2001-2003 debido a la incorporación de juveniles infértiles.

La fertilidad constante de las estructuras vegetativas en los esporofitos adultos de *Lessonia trabeculata* durante el año 1998, sería una posible

adaptación en respuesta al estrés luego de producido El Niño, permitiéndole lograr altas densidades de reclutas aún en los meses con influencia del evento. En los años siguientes no se verificaron estas extraordinarias densidades, debido a que los mecanismos responsables de la disminución de densidad, como el pastoreo (principalmente) por pequeños invertebrados y la competencia intraespecífica, todavía no estaban del todo consolidados.

6.2. Caracterización de la actividad extractiva de *Lessonia* spp.

A raíz del desarrollo y auge del mercado en Chile, surgió el interés por las biomásas de algas pardas presentes en el litoral sur de nuestro país. En el 2000, algunas empresas con experiencia en el mercado chileno mostraron su interés por explorar el potencial del recurso y las condiciones para establecer plantas de acopio y procesamiento de algas en la región Arequipa. Imarpe realizó, entre los años 1998 y 2002, estudios en praderas de *Lessonia* spp. que permitieron establecer las pautas para su posible aprovechamiento (Imarpe 2012).

A partir del 2005, el Estado peruano autoriza la extracción de dos macroalgas pardas: *Lessonia* spp. y *Macrocystis pyrifera* en el litoral de Ica, Arequipa y Moquegua. No obstante, ya desde el año 2002, el IMARPE reportó la actividad de extracción de algas en Arequipa y Moquegua con volúmenes de cosecha que se incrementaron de 3 000 t a más de 8 000 t en el curso de 5 años, desde el 2002 hasta el 2007 (Castillo *et al.*, 2011). El incremento de los volúmenes de desembarque se correspondió con el aumento de las plantas procesadoras y con el ingreso de China como principal país de las exportaciones. Los principales países destino para el producto fueron China, Francia, Chile, Japón y Estados Unidos.

Al inicio de la extracción comercial de algas pardas, *L. nigrescens* representaba el 80% de las capturas o desembarques; no obstante, al establecerse la veda indefinida del recurso (R. M. 839-2008-PRODUCE), *L. trabeculata* “aracanto” pasó a ocupar un mayor porcentaje de participación en los volúmenes de extracción y colecta, principalmente en las regiones de Ica y Arequipa (tabla 9).

En San Juan de Marcona (Ica), los gremios de recolectores han logrado una mejor consolidación en el negocio de macroalgas, tomando como modelo los mecanismos participativos de gestión aplicados en la Reserva Nacional Punta San Juan, la Reserva Nacional de San Fernando o la vecina Reserva Nacional de Paracas (IMARPE, 2012).

6.3. Consideraciones para la gestión de *Lessonia trabeculata*

La distribución de *L. trabeculata* en el Perú indicaría la presencia de *stocks* genéticamente diferenciados de los de Chile y, por lo tanto, la gestión sobre el recurso debe tomar en cuenta la existencia de dichas poblaciones, ya que el *stock* del norte, ubicado en una gran parte en nuestro país, sería el más vulnerable al intenso estrés por los eventos de El Niño (Tellier *et al.*, 2009).

Tabla 9. Cuotas de extracción para *Lessonia* spp. en diferentes localidades del Perú.

Ámbito de aplicación	Fecha	Especie	Cuota de extracción (t)	Fuente
Pto Viejo a Quebrada Honda, Caravelí, Arequipa.	Agosto. 2009	<i>Lessonia nigrescens</i>	Actividad científica (0.5 t por pescador)	R.M. N° 515-2009-PRODUCE
Lobo Fino y Yanyarina. San Juan de Marcona, Ica	Ago-10	<i>Lessonia trabeculata</i>	2 301	R. M. N.° 205-2009-PRODUCE
Colorado y Tres Hermanas. San Juan de Marcona, Ica	Oct-11	<i>Lessonia trabeculata</i>	4 399	R. M. N.° 296-2011-PRODUCE
San Juan de Marcona a Yanyarina, Ica	Jul-13	<i>Lessonia trabeculata</i>	1 825	R. M. N.° 117-2013-PRODUCE
San Juan de Marcona, Ica	Noviembre. 2014	<i>Lessonia trabeculata</i>	5 994	R. M. N.° 386-2014-PRODUCE
Piedras Blancas a Hornillos. Caravelí a Mollendo, Arequipa	Nov-14	<i>Lessonia trabeculata</i>	29 467	R. M. N.° 387-2014-PRODUCE
Los Misios a Dos Playas. Caravelí, Camaná e Islay (Arequipa)	Oct-16	<i>Lessonia trabeculata</i>	28 677	R. M. N.° 404-2016-PRODUCE
Piedras Blancas a La Pared, Arequipa	Jun-17	<i>Lessonia trabeculata</i>	24 350	R. M. N.° 304-2017-PRODUCE

Fuente: Produce (2009, 2011, 2013, 2014, 2016, 2017)

Lessonia trabeculata se considera una especie fundadora y arquitecta en los fondos duros submareales someros. Las praderas que forma constituyen zonas de alta diversidad genética y de especies, y propician procesos y funciones ecológicas esenciales para la salud de los ambientes marinos en donde habita.

Los servicios ecosistémicos que brindan las praderas de *L. trabeculata*, principalmente los relacionados con la producción de recursos hidrobiológicos, superan largamente el valor económico de la especie como materia prima. En nuestro medio, la influencia de los eventos El Niño, principalmente los de intensidad fuerte, sobre las praderas de *Lessonia*, es completa. La cosecha extensiva, no planificada y alejada del conocimiento científico puede tener un drástico efecto sobre la especie y el ecosistema que conforma.

En Chile se han logrado consensos entre extractores y científicos para una adecuada gestión del recurso *Lessonia* que establece buenas prácticas para la cosecha selectiva de esporofitos, manteniendo el *stock* reproductivo, para facilitar el reclutamiento y minimizar la herbivoría (Vega *et al.*, 2014). La actividad resulta muy importante para la economía local. Alrededor de 15 000 familias dependen del aprovechamiento de dicho recurso, legalmente solo permitido para los pescadores artesanales (Vásquez, 2008).

La presencia de islas de supervivencia en los límites de distribución en profundidad de la especie, como ha sido evidenciado en el presente estudio, representa un núcleo de respuesta inmediata ante eventos de gran escala como El Niño. Dicho núcleo de supervivencia y el *pool* genético que constituyen requieren ser identificados y caracterizados, e incluidos como objeto de atención en los planes de ordenamiento extractivo, formulando lineamientos para su conservación y exclusión del aprovechamiento directo.

En consecuencia, es posible discriminar, con base en los resultados expuestos, que el impacto de un evento El Niño de fuerte intensidad sobre las

praderas de algas pardas laminariales en nuestro país tiene una amplitud total, principalmente a profundidades someras y en zonas abrigadas o protegidas del embate de las olas.

VII. CONCLUSIONES

El evento El Niño 1997-1998 afectó profundamente la pradera de *Lessonia trabeculata*, lo que produjo una pérdida de cobertura y biomasa mayor al 80% de la especie.

Grupos discretos de plantas adultas sobrevivieron a profundidades mayores a 12 m, a partir de los cuales se habría inducido la formación de una pradera joven. Estas plantas evidenciaron, diferencias significativas en los parámetros morfométricos longitud total, diámetro máximo de rizoide, número de láminas y número de dicotomías, indicando una recuperación de dichos parámetros hacia fines del año 1999. El parámetro morfológico que experimentó mayor incremento fue la cobertura foliar o canopía, mientras que la longitud máxima promedio disminuyó, al parecer debido al efecto del pastoreo.

Producto de la explosiva recolonización del sustrato rocoso inmediatamente después de transcurrido EN 1997-1998, se asentaron nuevas plantas de *L. trabeculata*, las cuales experimentaron un rápido crecimiento en todos sus parámetros morfométricos (longitud total, peso total, número, ancho y longitud de láminas y diámetro máximo de rizoide, que condujeron a esporofitos con más de 2 m de longitud total, 11 cm de rizoide y casi 18 hojas en promedio, en los 24 meses que duró el presente estudio, sin alcanzar, no obstante, la fase adulta. La madurez de esta población se inició grupalmente en el verano del 2000, con las primeras señales de estructuras reproductivas en las láminas.

Las tasas de crecimiento diarias indicaron los meses cálidos (primavera y verano) como periodos de mayor actividad. La longitud total llegó a alcanzar un incremento de 1,02 cm x día⁻¹ y hasta 0,68 mm x día⁻¹ en el DMR, en las plantas del segundo pulso de reclutamiento de 1998.

La densidad de las plantas juveniles recién asentadas disminuyó significativamente de 260 plantas x 625 cm⁻² a 1,3 plantas x 625 cm⁻², evidenciando la competencia intraespecífica en las zonas desnudas luego del EN 1997-1998.

En base al estudio de abundancia y biomasa, Puerto Inglés, Corralitos y Peña Blanca fueron las localidades donde se observó el mayor repoblamiento. Asimismo, la velocidad e intensidad del reclutamiento demostró ser una excelente estrategia *post* evento para la especie, al menos en los primeros estadios de colonización.

La biomasa total de las praderas de *Lessonia trabeculata* en el litoral de Ilo bordeó las 3 539,06 t, con un rango de +/- 56%. Dichos valores de biomasa representan menos del 2 % de la biomasa estimada en 1992 para la misma área, lo que demuestra la intensidad de la afectación sobre el ecosistema.

Se demuestra la existencia de “zonas refugio de *L. trabeculata* las cuales juegan rol clave para inicio de la recolonización de las praderas y el mantenimiento del *pool* genético del *stock* peruano de la especie. Dichas zonas deben ser objeto de un tratamiento especial para garantizar su conservación, excluyéndolas de todo tipo de actividad extractiva.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Acleto, C. (1986). *Algas marinas del Perú de importancia económica*. Lima: Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

Arntz, W. y Fahrbach, E. (1996). *El Niño. Experimento climático de la naturaleza: causas físicas y efectos biológicos*. Ciudad de México: Fondo de Cultura Económica.

Benavente, M. y Aguirre, G. (1994). Evaluación de la biomasa de la población de *Lessonia trabeculata* (Phaeophyta, Laminariales) del puerto de Ilo, Perú. *Rev. Investg. Cient. Tecnol., Ser. cienc. Mar.* 3:94 – 98, Iquique – Chile.

Camus, P. y Ojeda, F. (1992). Scale dependency variability of density estimates and morphometric relationships in subtidal stands of *Lessonia trabeculata* in northern and central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 90(2), 193-200.

Camus, P. (1994). Recruitment of the intertidal kelp *Lessonia nigrescens* Bory in Northern Chile – successional constraints and opportunities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 184(2), 171-181.

Camus, C., Infante, J. y Buschmann, A. (2018). Overview of 3 years precommercial seafarming of *Macrocystis pyrifera* along the Chilean coast. *Reviews in Aquaculture*, 10: 543-559. doi: 10.1111/raq.12185

Castillo, R., Tejada A., Castañeda, V. y Pastor, R. (2011). Diagnóstico y estado de la macroalga parda aracanto *Lessonia nigrescens* en el litoral de Arequipa, Perú. 2007. *Informe Imarpe*, 38(4), 429-440.

Caja, V., Córdova, C., Salas, N., De la Torre, E., Becerra, E., Bazán, D., Woolcott, J., Molina, H., Lleellish, M. y Aguilar, C. (2005). Estudio comparativo del proceso de obtención del ácido algínico en algas pardas (marinas): *Macrocystis pyrifera* y *Lessonia trabeculata*. *Revista Peruana de Química e Ingeniería Química*, 8(2), 43-47.

Capel Molina, J. (1998). El Niño 1997-1998 y su impacto climático global. Papeles de Geografía 27. Universidad de Murcia 16 pp.

Chandía, N., Matsuhira, B. y Vásquez, A. (2001). Algalic acids in *Lessonia trabeculata*: Characterization by formic acid hydrolysis and FT-IR spectroscopy. *Carbohydrate Polymers*, 46, 81-87.

Chapman, A. y Craigie J. S. (1977). Seasonal growth in *Laminaria longicruris*: Relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Marine Biology*, 40, 197-205.

Changnon, S. (2000). What made El Niño 1997-1998 famous? The key events associated with a unique climate event. In *El Niño 1997-1998: the climate event of the century*. New York: Oxford University Press.

Edding M., Fonck, E. y Macchiavello, J. (1994). *Lessonia*. En: I. Aktsuka (Ed.), *Biology of economic algae*. The Hague, Países Bajos: SPB Academic Publishing.

Edding, M. y Tala, F. (2003). Development of techniques for the cultivation of *Lessonia trabeculata* Villouta et Santelices (Phaeophyceae: Laminariales) in Chile. *Aquaculture Research*, 34, 507-515.

Fernández E., Córdova C. y Tarazona J. (1999). Condiciones de la pradera submareal de *Lessonia trabeculata* en la isla Independencia durante el evento "El Niño 1997-1998". *Revista Peruana de Biología*, Vol. Extraordinario, 47-59.

Gaymer, C., Palma, A., Alonso Vega, J., Mónaco, C. y Henríquez, L. (2010). Effects of La Niña on recruitment and abundance of juveniles and adults of benthic community-structuring species in northern Chile. *Marine and Freshwater Research*, 61, 1185-1196.

Gómez, O. (2001). Efecto del El Niño en el fitoplancton de la bahía de Ilo, Moquegua. En: J. Tarazona, W. E. Arntz y E. Castillo de Maruenda (Eds.), *El Niño en América Latina: impactos biológicos y sociales*. Lima: Concytec.

Gonzales, L. (1977). Evaluación del recurso algas pardas en la I Región. Iquique: Instituto de Fomento Pesquero.

Hoffmann, A. y Santelices, B. (1997). Flora marina de Chile Central. Santiago: Universidad Católica de Chile.

Hooker, Y. (1998). Fauna asociada a las aguas cálidas presentes en la bahía de Pucusana durante El Niño 1997-1998. Junio a Julio de 1997. Informe Progresivo. Instituto del Mar del Perú, 85.

Instituto de Fomento Pesquero IFOP (2002) Estrategias de explotación sustentable de algas pardas en la zona norte de Chile. Informe Final FIP N° 2000-19. 79 pp.

Imarpe. (2002). Manejo integrado del gran ecosistema marino de la corriente de Humboldt. Informe de avance. 136. Lima: Onudi, Imarpe, IFOP.

Imarpe. (2008). Prospección biológica ambiental de las principales praderas de macroalgas. Bahía Independencia – Península de Paracas, Pisco. En Zeballos, J. *et al. Informe de las actividades desarrolladas 2007*. Pisco: Imarpe.

Imarpe (2012). Estudios sobre macroalgas pardas en el sur del Perú 2011-2015. Volumen extraordinario. 200p.

Imarpe (2014). Diagnóstico de las poblaciones de los recursos pesqueros para el ordenamiento como base para su sostenibilidad y seguridad alimentaria. Evaluación Ejecutiva al I Semestre del 2013.

Imarpe (2019). Crecimiento de *Lessonia trabeculata*, en el litoral rocoso de Islay, Arequipa - 2011. Informe Instituto del Mar del Perú, 46(1), 34-44. Recuperado de <http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe/bitstream/123456789/3336/1/Informe%2046-1%20Crecimiento%20de%20Lessonia%20..pdf>

Lleellish, M., Fernández E. y Hooker, Y. (2001). Disturbancia del bosque submareal de *Macrocystis pyrifera* durante El Niño 1997-1998 en la Bahía de Pucusana. En K. Alveal y T. Antezana (Eds.), *Sustentabilidad de la biodiversidad: un problema actual. Bases científico-técnicas, teorizaciones y proyecciones*. Concepción: Universidad de Concepción.

Madariaga, D., Ortiz, M. y Thiel, M. (2013). Demography and feeding behavior of the kelp crab *Taliepus marginatus* in subtidal habitats dominated by the kelps *Macrocystis pyrifera* or *Lessonia trabeculata*. *Invertebrate biology*, 132(2): 133-144. doi: 10.1111/ivb.12021

Marín, V. y Olivares, G. (1999). Estacionalidad de la productividad primaria en bahía Mejillones del Sur (Chile): una aproximación proceso-funcional. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72: 629-641.

Martínez, E., Cárdenas, L. y Pinto, R. (2003). Recovery and genetic diversity of the intertidal kelp *Lessonia nigrescens* (Phaeophyceae) 20 years after El Niño 1982/83. *Journal of Phycology*, 39: 504-508.

Morón, O. (1998). Aspectos oceanográficos de El Niño 1997-1998 y su relación con los recursos pelágicos. En: J. Tarazona, W. E. Arntz y E. Castillo de Maruenda (Eds.), *El Niño en América Latina: impactos biológicos y sociales*. Lima; Concytec.

Parada, G., Riosmena-Rodríguez, R., Martínez, E. y Hernández-Carmona, G. (2009). Dinámica poblacional de *Eisenia arborea* Areschoug (Laminariales: Ochrophyta) en el intermareal de Punta Eugenia, Baja California Sur, México. *Cienc. Mar.* 13:3-13.

Pizarro, A. (1981) Herbivoría sobre una población del alga parda sublitoral *Lessonia* sp.: persistencia local bajo alta presión de consumo. Tesis de biólogo marino. Universidad de Concepción. Chile.

Produce. (2005). Resolución Ministerial N.º 068-2005-PRODUCE. Dispone la extracción en ambiente natural del recurso *Lessonia* spp (*L. nigrescens* y *L. trabeculata*).

Produce. (2008). Resolución Ministerial N.º 761-2008-PRODUCE. Prohíbe la extracción de las algas marinas “aracanto”, “negra” o “cabeza” *Lessonia nigrescens* y “aracanto” o “palo” *Lessonia trabeculata* en el ámbito de los departamentos de Ica y Moquegua.

Produce. (2008 a). Resolución Ministerial N.º 839-2008-PRODUCE. Establece la veda de las algas pardas quedando prohibida la extracción, transporte, comercialización, recojo colecta, acopio y procesamiento de especímenes de las algas pardas *Macrocystis integrifolia*, *Macrocystis pyrifera* (sargazo), *Lessonia nigrescens* (aracanto, negra o cabeza) y *Lessonia trabeculata* (aracanto o palo) en todo el litoral.

Produce. (2008 b). Decreto Supremo N.º 019-2009-PRODUCE. Aprueba el Reglamento del Ordenamiento Pesquero de las Macroalgas Marinas.

Produce. (2013). Resolución Ministerial N.º 117-2013-PRODUCE. Autoriza actividad extractiva especie “aracanto” o “palo” en el área marítima contigua al litoral de Ica.

Produce. (2015). Resolución Ministerial N.º 281-2015-PRODUCE. Autoriza actividad extractiva del recurso *Lessonia trabeculata* (“aracanto” o “palo”) en el área marítima contigua al litoral comprendida entre Piedras Blancas, en la provincia de Caravelí, y Colorado Grande, en la provincia de Islay, departamento de Arequipa.

Produce. (2016). Resolución Ministerial N.º 404-2016-PRODUCE. Autoriza cuota de extracción del recurso “aracanto” o “palo” (*Lessonia trabeculata*) en áreas marítimas de departamento de Arequipa.

Quiroz, M., Zambrano, M. y Cárdenas, F. (1999). Prospección oceanográfica y biológica en el sur del Perú durante “El Niño 1997-1998”. *Revista Peruana de Biología*, Vol. Extraordinario, 167-171.

Ramírez, M. y Santelices, B. (1991). Catálogo de las algas marinas bentónicas de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica. Monografías

Biológicas 5. Santiago: Facultad de Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Católica de Chile.

Santelices, B. (1980). Phytogeographic characterization of the temperate coast. *Phycologia*, 19(1), 1-12.

Santelices, B. y Meneses, I (2000). Una re-evaluación de la caracterización fitogeográfica de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73(4), 605-614.

Santelices, B. y Lopehandia, J. (1981). Chilean seaweed resources: a quantitative review potential and present utilization. *Proceedings of the International Seaweed Symposium*, 10, 725-730

Schiel, D. y Foster, M. (2015). *The biology and ecology of giant kelp forests*. California: University of California Press.

Tarazona, J., Paredes, C., Romero, L. y Guzmán S. (1988). La recolonización de las comunidades de mitílidos en la costa central del Perú después de El Niño 1982-83. En: H. Slzwedel y A. Landa (Eds.), *Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano*. Memorias del 2do COLACMAR. Callao: Instituto del mar del Perú.

Tala, F., Edding, M y Vásquez, J. (2004). Aspects of the reproductive phenology of *Lessonia trabeculata* (Laminariales: Phaeophyceae) from three populations in northern Chile. *New Zealand Journal of Marine and Research*, 38(2): 255-266.

Tala, F. y Edding, M. (2005). Growth and loss of distal tissue in blades of *Lessonia nigrescens* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales). *Aquatic Botany*, 82(1), 39-54.

Tegner, M. y Dayton, P. (1987). El Niño effects on Southern California kelp forest communities. *Advances in Ecological Research*, 17, 243-279

Tellier, F., Meynard, A., Correa, J., Faugeton, S. y Valero, M. (2009).

Phylogeographic analyses of the 30° S south-east Pacific biogeographic transition zone establish the occurrence of a sharp generic discontinuity in the kelp *Lessonia nigrescens*: Vicariance or parapatry? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53(3), 679-693.

Vasquez, J. (1989). Estructura y organización de huirales de *Lessonia trabeculata*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Universidad de Chile. 261 pp.

Vásquez, J. (1992). *Lessonia trabeculata*, a subtidal bottom kelp in northern Chile: a case study for a structural and geographical comparison. En U. Seeliger (Ed.), *Coastal plant communities of Latin America*. Cambridge, EE. UU.: Academic San Diego.

Vásquez, J. y Buschmann, A. (1997). Herbivore – kelp interactions in Chilean subtidal communities: a review. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 41-52.

Vásquez, J., Véliz, D. y Pardo L. (2001). Biodiversidad de macroinvertebrados bajo las grandes algas. En K. Alveal y T. Antezana (Eds.), *Sustentabilidad de la biodiversidad: un problema actual. Bases científico-técnicas, teorizaciones y proyecciones*. Universidad de Concepción, Chile, pp 293–308.

Vásquez J., Vega J. y Buschmann A. (2006). Long term variability in the structure of kelp communities in northern Chile and the 1997–98 ENSO. *J. Appl. Phycol.* 18:505–519.

Vásquez, J. (2008). Production, use and fate of Chilean brown seaweeds: resources for a sustainable fishery. *Journal of Applied Phycology*, 20(5), 7-17.

Vásquez, J., Zúñiga, S., Tala, F., Piaget, N., Rodríguez, D. y Vega, A. (2010). Economic valuation of kelp forest in northern Chile: values of goods and services of the ecosystem. *Journal of Applied Phycology*, 26(2), 1081-1088.

Vega, A., Vásquez, J. y Buschmann, A. (2005). Population biology of the

subtidal kelps *Macrocystis integrifolia* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales, Phaeophyceae) in an upwelling ecosystem of northern Chile: interannual variability and El Niño 1997-1998. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78(1): 33-50.

Vega, J., Broitman, B. y Vásquez, J. (2014). Monitoring the sustainability of *Lessonia nigrescens* (Laminariales, Phaeophyceae) in northern Chile under strong harvest pressure. *J. Appl. Phycol.* 26, 791–801.

Venegas, M., Tala, F., Fonck, E. y Vásquez J. (1992). Sporangial on stipes of *Lessonia nigrescens* Bory (Laminariales, Phaeophyta): A high frequency phenomenon in intertidal populations of northern Chile. *Botánica Marina*, 35(6), 573-578.

Villegas, M., Laudien, J., Sielfeld, W. y Arntz, W. (2007). *Macrocystis integrifolia* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales; Phaeophyceae) kelp habitat structures and associated macrobenthic community off northern Chile. *Helgol. Mar. Res.* 62: 33–43 (2008).

Villouta, E. y Santelices, B. (1986). *Lessonia trabeculata* sp. nov. (Laminariales, Phaeophyta), a new kelp from Chile. *Phycologia*, 25: 81-86.

Zavala, J. (2011). Macroalgas pardas y su uso sostenible. Ministerio del Ambiente MINAM, Instituto del Mar del Perú IMARPE. Dirección General de diversidad Biológica – MINAM. Dirección de Investigaciones de Recursos Demersales y del Litoral. 16 p

Zavala, J., Flores, D., Donayre, S., Zeballos, J. y Huamaní, S. (2015). Evaluación poblacional de *Lessonia trabeculata* Villouta y Santelices, 1986 en San Juan de Marcona, Marzo 2010. *Informe Instituto del Mar del Perú*, 42(4), 510-515.